SHOUT
SHARE
IT

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

35. Jahrgang · 1984 · Heft 1—4

BONN

SELBSTVERLAG

Vom 35. Jahrgang, 1984, erschienen

Heft 1–3	(p. 1–304)	Dezember 1984
Heft 4	(p. 305–404)	Dezember 1984

ISSN 0006–7172

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 35 1984 Heft 1−4

Inhalt des 35. Jahrganges

Andrén, C., siehe Nilson, G.
Bergmann, H.-H., siehe Riebesehl-Fedrowitz, J.
Biström, O., & G. Wewalka: *Hydroglyphus roeri* n. sp. from Namibia (Coleoptera, Dytiscidae) 285
Böhme, W., siehe Moody, S.M.
Calderón, J., siehe Delibes, M.
— siehe Hiraldo, F.
Corbet, G.B., siehe Martín, A.
Delibes, M., F. Hiraldo & J. Calderón: Age and geographic variation in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758) 71
— siehe Hiraldo, F.
Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei Schliefern, Elefanten und Sirenen 29
Elzen, R. van den: Was ist *Poliospiza erlangeri* Reichenow, 1905? 103
Goodman, S.M.: Report on two small bird collections from the Gebel Elba region, southeastern Egypt 39
Helbig, A.: Bemerkenswerte ornithologische Beobachtungen in der Türkei im Sommer 1981 57
Hiraldo, F., M. Delibes & J. Calderón: Comments on the taxonomy of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758) 91
— siehe Delibes, M.
Hutterer, R., siehe Martín, A.
Iliopoulou-Georgudaki, J.G.: Intraspecific and interpopulation morphologic variation in the sharp-eared bat, *Myotis blythii* (Tomes, 1857) (Chiroptera: Vespertilionidae), from Greece 15
Joger, U.: Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae) 129
Kasparek, M., siehe Kumerloeve, H.
Klockenhoff, H.†: *Myrsidea lyali* n. sp. (Phthiraptera: Menoponidae), ein neuer Federling von *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae) 263
—: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — II. 269
Kumerloeve, H., M. Kasparek & K.-O. Nagel: Der Rostbürzel-Steinschmätzer, *Oenanthe xanthoprymna* (Hemprich & Ehrenberg 1833), als neuer Brutvogel im östlichen Anatolien (Türkei) 97
Lehmann, E. von: Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmales (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.) — Nachtrag 25
Lucht, W.: *Dirhagus klapperichi* n. sp., eine neue Eucnemidenart aus China (Coleoptera, Eucnemidae) 289
Lüling, K.H.†: Ökologie und Fischbestand einiger Bäche in Südost- und Ostbrasilien 221
—: Der Biotop von *Rivulus luelingi* Seegers, 1984 (Pisces, Rivulinae) südwestlich von Joinville (Santa Catarina) 343
Martín, A., R. Hutterer & G.B. Corbet: On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands 5
Moody, S.M., & W. Böhme: Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas 107
Nagel, K.-O., siehe Kumerloeve, H.

Nilson, G., & C. Andrén: Systematics of the *Vipera xanthina* complex (Reptilia: Viperidae) II. An overlooked viper within the *xanthina* species-group in Iran 175
Pintar, M.: Die Ökologie von Anuren in Waldlebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau, Niederösterreich) 185
Riebesehl-Fedrowitz, J., & H.-H. Bergmann: Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art 307
Schätti, B.: Fledermäuse als Nahrung von Schlangen 335
Schuchmann, K.-L., & G. Schuchmann-Wegert: Notes on the displays and mounting behaviour in the Purple-throated Carib Hummingbird (*Eulampis jugularis*) 327
Schuchmann-Wegert, G., siehe Schuchmann, K.-L.
Seegers, L.: Ein neuer Rivuline aus Peru: *Pterolebias rubrocaudatus* (Pisces: Atheriniformes: Cyprinodontidae) 243
Tendeiro, J.: Sur quelques relations taxonomiques chez les Mallophages (Insecta, Phthiraptera) 251
Ulrich, H.: Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) 351
Wake, M.H.: A new caecilian from Peru (Amphibia: Gymnophiona) 213
Wewalka, G., siehe Biström, O.
Dr. Heinrich Klockenhoff † (G. Rheinwald, F. Krapp) 1
Dr. Heinrich Wolf † (M. Eisentraut) 305
Buchbesprechungen 295, 399

Verzeichnis der neuen Taxa im 35. Jahrgang

Mammalia:

Myotis blythii lesviacus Iliopoulou n. subsp. 22

Reptilia:

Tarentola (Makariogecko) Joger n. subgen. 132
Tarentola (Neotarentola) Joger n. subgen. 133
Tarentola (Saharogecko) Joger n. subgen. 133
Tarentola (Sahelogecko) Joger n. subgen. 132
Tarentola (Tarentola) boehmei Joger n. sp. 147
Tarentola (Saharogecko) neglecta geyri Joger n. subsp. 168
Tarentola (Tarentola) mauritanica juliae Joger n. subsp. 145
Tarentola (Sahelogecko) ephippiata nikolausi Joger n. subsp. 161
Tarentola (Sahelogecko) annularis relicta Joger n. subsp. 165
Tarentola (Sahelogecko) ephippiata senegambiae Joger n. subsp. 159
Vipera wagneri Nilson & Andrén n. sp. 178

Amphibia:

Oscaecilia koepckeorum Wake n. sp. 213

Pisces:

Pterolebias rubrocaudatus Seegers n. sp. 243

Phthiraptera:

Myrsidea bubalornithis Klockenhoff n. sp. 278
Myrsidea ledgeri Klockenhoff n. sp. 274
Myrsidea lyali Klockenhoff n. sp. 263
Myrsidea textoris Klockenhoff n. sp. 270

Coleoptera:

Dirhagus klapperichi Lucht n. sp. 289
Hydroglyphus roeri Biström & Wewalka n. sp. 285

90,543
371
H

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

35. Jahrgang · 1984 · Heft 1—3

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984) Heft 1—3

Ausgegeben im Dezember 1984

Inhalt

Seite

Dr. Heinrich Klockenhoff † (G. RHEINWALD, F. KRAPP) 1

MARTÍN, A., R. HUTTERER & G.B. CORBET: On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands 5

ILIOPOULOU-GEORGUDAKI, J.G.: Intraspecific and interpopulation morphologic variation in the sharp-eared bat, *Myotis blythii* (Tomes, 1857) (Chiroptera: Vespertilionidae), from Greece 15

LEHMANN, E. VON: Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmales (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.) — Nachtrag 25

EISENTRAUT, M.: Das Gaumenfaltenmuster bei Schliefern, Elefanten und Sirenen 29

GOODMAN, S.M.: Report on two small bird collections from the Gebel Elba region, southeastern Egypt 39

HELBIG, A.: Bemerkenswerte ornithologische Beobachtungen in der Türkei im Sommer 1981 57

DELIBES, M., F. HIRALDO & J. CALDERÓN: Age and geographic variation in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758) 71

HIRALDO, F., M. DELIBES & J. CALDERÓN: Comments on the taxonomy of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758) 91

KUMERLOEVE, H., M. KASPAREK & K.-O. NAGEL: Der Rostbürzel-Steinschmätzer, *Oenanthe xanthoprymna* (Hemprich & Ehrenberg 1833), als neuer Brutvogel im östlichen Anatolien (Türkei) 97

ELZEN, R. VAN DEN: Was ist *Poliospiza erlangeri* Reichenow, 1905? 103

MOODY, S.M., & W. BÖHME: Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas 107

JOGER, U.: Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae) 129

NILSON, G., & C. ANDRÉN: Systematics of the *Vipera xanthina* complex (Reptilia: Viperidae) II. An overlooked viper within the *xanthina* species-group in Iran 175

PINTAR, M.: Die Ökologie von Anuren in Waldlebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau, Niederösterreich) 185

WAKE, M.H.: A new caecilian from Peru (Amphibia: Gymnophiona) 213

LÜLING, K.H.: Ökologie und Fischbestand einiger Bäche in Südost- und Ostbrasilien 221

SEEGERS, L.: Ein neuer Rivuline aus Peru: *Pterolebias rubrocaudatus* (Pisces: Atheriniformes: Cyprinodontidae) 243

TENDEIRO, J.: Sur quelques relations taxonomiques chez les Mallophages (Insecta, Phthiraptera) 251

KLOCKENHOFF, H. †: *Myrsidea lyali* n. sp. (Phthiraptera: Menoponidae), ein neuer Federling von *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae) 263

KLOCKENHOFF, H. †: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — II. 269

BISTRÖM, O., & G. WEWALKA: *Hydroglyphus roeri* n. sp. from Namibia (Coleoptera, Dytiscidae) 285

LUCHT, W.: *Dirhagus klapperichi* n. sp., eine neue Eucnemidenart aus China (Coleoptera, Eucnemidae) 289

Buchbesprechungen 295

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 35 1984 Heft 1—3

Dr. Heinrich Klockenhoff

17. 9. 1937 — 20. 2. 1984

Am Morgen des Montags, 20. Februar 1984, erreichte uns die bestürzende Nachricht, daß unser Kollege Heinrich Klockenhoff in der vergangenen Nacht gestorben sei. Für seinen Tod gab es keine Vorwarnung, und so traf diese Nachricht die Mitarbeiter des Instituts völlig überraschend.

Heinrich Klockenhoff wurde am 17. September 1937 in Holzwickede, Kreis Unna, geboren, machte 1959 in Schwerte das Abitur und studierte in Tübingen und Bonn Zoologie, Botanik und Phytopathologie. Vor und nach seiner Promotion — 1965 bis 1967 am Institut für Angewandte Zoologie in Bonn — war er in Kabul tätig: von 1962 bis 1964 als wissenschaftlicher Mitarbeiter am zoologisch-parasitologischen Institut und vom 1. 1. 1968 bis 31. 3. 1970 als Dozent für Zoologie. Während seines zweiten Aufenthaltes in Afghanistan unterstand ihm auch die wissenschaftliche Leitung sowie der Auf- und Ausbau des Zoologischen Gartens von Kabul und die Beratung der Regierung in Naturschutzfragen.

Nach seiner Rückkehr wurde Heinrich Klockenhoff zum wissenschaftlichen Assistenten der Universität Bonn ernannt, und er war freier Mitarbeiter unseres Instituts. Erst am 1. 11. 1971 wurde er in das Zoologische Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig übernommen. Nach der Aufteilung der „Entomologischen Abteilung" in vier einzelne Abteilungen übernahm Dr. Klockenhoff die Abteilung „Mallophagen" und betreute zudem die Odonaten, Orthopteren, Hemipteren und Homopteren. Seine Abteilung wurde später in „Abteilung für entomologische Parasitologie" umbenannt.

Das Schwergewicht der wissenschaftlichen Arbeit Klockenhoffs lag bei den Mallophagen und dort bei der systematischen Bearbeitung der schwierigen Gattung *Myrsidea.* Seine wissenschaftlichen Publikationen könnten den Verdacht aufkommen lassen, er wäre sehr eng spezialisiert gewesen; dies trifft in mehrfacher Weise nicht zu. Da nahezu jeder Museumswissenschaftler verpflichtet ist, Determinationen für interessierte Laien durchzuführen, hatte sich Klockenhoff im Laufe der Jahre in zahlreiche Mallophagengattungen bestens eingearbeitet. Mit dem angeeigneten Wissen hatte er die notwendige Basis erworben, um die systematischen Beziehungen zwischen den Gattungen und Familien näher untersuchen zu können. Von *Myrsidea* ausgehend hatte er die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Amblycera klären wollen; insbesondere interessierte ihn die relative Position von *Myrsidea* und *Menacanthus.* Daneben reizte es Klockenhoff seit langem, das System der Singvögel mit den Methoden der vergleichenden Parasitologie über weitere Mallophagengattungen zu erhellen. Als erstes war eine Revision der Gattung *Sturnidoecus* vorgesehen. Neben diesen phylogenetisch-taxonomischen Arbeiten beschäftigte sich Klockenhoff seit langem mit einem Verzeichnis der Wirte von Mallophagen. Dieses Verzeichnis sollte es dem Benutzer ermöglichen, von jeder Wirtsart alle bisher nachgewiesenen Mallophagenarten zu erfahren. Ein solcher Index erleichtert das Bestimmen von Federlingen ganz außerordentlich.

Da wir beide mit einem Thema über Mallophagen promoviert hatten, war es naheliegend, daß wir seine Forschungsvorhaben, Ergebnisse und Probleme miteinander besprachen. Gemeinsam (mit M. Wink) beschäftigten wir uns mit dem Phaenomen des Massenbefalls und versuchten, die Massenvermehrung von Mallophagen experimentell zu untersuchen (unveröffentlicht). Daraus entwickelte sich eine enge Freundschaft.

Über den engeren wissenschaftlichen Bereich hinaus war er für uns alle ein guter Kollege. Er war stets bereit für ein persönliches Gespräch, für eine Diskussion eines großen und auch eines kleinen Problems. Diese Bereitschaft zum offenen Gedankenaustausch ist mir selten in so rücksichtsvoller Freimütigkeit begegnet. So kann es nicht erstaunen, daß er die letzten zweieinhalb Jahre vor seinem Tod der Vorsitzende des Personalrates war und in dieser Funktion sein Bestes gab. Hier kam seiner Fähigkeit zum besonnenen Engagement, zum beharrlichen Taktieren und zum friedfertigen Miteinander besondere Bedeutung zu.

Rückschauend können wir heute erkennen, daß er sich in den letzten Jahren übernommen hatte. 1981/82 baute er für seine Familie und sich ein Haus, wobei er seiner Veranlagung gemäß jedes Detail sorgfältig plante. Seit Anfang 1983 ging es seinen Eltern sehr schlecht, so daß er nahezu jedes Wochenende nach Unna fahren mußte; Ende 1983 starb der Vater, und Klockenhoff hatte sich um den Nachlaß und die Versorgung seiner leidenden Mutter zu kümmern. Und zudem war er nicht gesund: sein Kreislauf war instabil, und er hatte erhebliche Beschwerden mit den Bandscheiben. Er starb unversehens an einem Herzinfarkt, nachdem er am Vortag völlig gesund erschien.

Goetz Rheinwald

Verzeichnis der wissenschaftlichen Veröffentlichungen von Heinrich Klockenhoff

1) 1967: Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae: Mallophaga) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchus* Wagler, 1827. — Diss. Univ. Bonn: 121 pp.
2) 1969: Zur Verbreitung der Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston auf der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchus* Wagler. — Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 7: 53—58.
3) 1969: Über die Kropfgazellen, *Gazella subgutturosa* (Güldenstaedt, 1780), Afghanistans und ihre Haltung im Zoologischen Garten Kabul. — Freunde Kölner Zoo 12 (3): 91—96.
4) 1969: Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae: Mallophaga) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchus* Wagler, 1827. — Zool. Anz. 183: 399—442.
5) 1970: — & G. Madel: Über die Flamingos (*Phoenicopterus ruber roseus*) der Dasht-e-Nawar in Afghanistan. — J. Orn. 111 (1): 78—84.
6) 1971: Zur Taxonomie der auf der Sundakrähe *Corvus enca* lebenden Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 (Mallophaga). — Bonn. zool. Beitr. 22: 131—145.
7) 1971: *Myrsidea australiensis*, n. sp., eine neue Mallophagenart von *Corvus coronoides* und *bennetti.* — Bonn. zool. Beitr. 22: 297—304.
8) 1972: Zur Taxonomie der auf der Salvadorikrähe *Corvus orru* lebenden Mallophagen-Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915. — Bonn. zool. Beitr. 23: 253—266.
9) 1972: — & G. Madel: Beobachtungen an Kaukasus-Agamen, *Agama c. caucasica* (Eichwald, 1831), in Afghanistan. — Aquaterra 9 (1): 3—7.
10) 1973: —, G. Rheinwald & M. Wink: Mallophagenbefall bei Vögeln. Massenbefall als Folge von Schäden an den Wirten. — Bonn. zool. Beitr. 24: 122—133.
11) 1973: Zur Taxonomie einiger auf Rabenvögeln lebenden Federlinge der Gattung *Myrsidea* (Mallophaga). — Bonn. zool. Beitr. 24: 399—416.
12) 1974: Zur Taxonomie der Myrsideen (*Myrsidea* Waterston, 1915; Mallophaga) von *Corvus torquatus* und *dauuricus.* — Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg 4 (86): 471—479.
13) 1974: Zur Taxonomie der Myrsideen (*Myrsidea* Waterston: Mallophaga) amerikanischer Rabenvögel (*Corvus* L.). — Ent. Mitt. Zool. Mus. Hamburg 4 (89): 551—564.
14) 1975: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* von afrikanischen Rabenvögeln. I. — Bonn. zool. Beitr. 26: 217—238.
15) 1976: — & G. Schirmers: Zur Taxonomie der Myrsideen (*Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae: Phthiraptera) von *Corvus corax* und *Corvus ruficollis.* — Bonn. zool. Beitr. 27: 300—335.
16) 1977: *Myrsidea coloiopsis*, n. sp., eine neue Mallophaga-Art von *Corvus moneduloides.* — Bonn. zool. Beitr. 28: 141—148.
17) 1977: — & F. Krapp: Brut- und Zugvögel auf Ostkreta im Frühjahr 1976. — Bonn. zool. Beitr. 28 (3/4): 331—368.

18) 1979: —, G. Schirmers & M. Zysk: Populationsstudien an Tierläusen (Phthiraptera). I. *Myrsidea obovata* (Piaget, 1880) (Menoponidae: Mallophaga). — Bonn. zool. Beitr. 30: 204—216.

19) 1980: *Myrsidea karyi* (Mallophaga: Menoponidae), a new species from *Corvus orru* (Passeriformes: Corvidae). — Pacific Insects 22 (1—2): 115—122.

20) 1980: — & G. Schirmers: *Myrsidea coerebicola* n. sp. (Menoponidae: Phthiraptera), eine neue Federlingsart von *Coereba flaveola* (Thraupidae: Passeriformes). — Bonn. zool. Beitr. 31 (1—2): 144—150.

21) 1980: Zur Taxonomie von *Myrsidea anathorax* (Nitzsch, 1866) und *Myrsidea isostoma* (Nitzsch, 1866) (Menoponidae: Phthiraptera). — Bonn. zool. Beitr. 31: 151—167.

22) 1980: Populationsstudien an Tierläusen (Phthiraptera) II. *Myrsidea cornicis* DeGeer 1778) (Menoponidae: Amblycera). — Bonn. zool. Beitr. 30 (3—4): 410—430 (1979).

23) 1980: Die Myrsidea-Arten (Amblycera: Phthiraptera) von *Corvus tristis* und *Corvus fuscicapillus.* — Bonn. zool. Beitr. 30 (3—4): 431—450 (1979).

24) 1981: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Rabenvögeln (Corvidae) II. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 195—219.

25) 1981: *Myrsidea grallinae* n. sp. (Menoponidae: Phthiraptera), eine neue Federlingsart von *Grallina cyanoleuca* (Grallinidae: Passeriformes). — Bonn. zool. Beitr. 32 (3—4): 341—344.

26) 1982: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 407—411.

27) 1984: *Myrsidea lyali* n. sp. (Phthiraptera: Menoponidae), ein neuer Federling von *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae). — Bonn. zool. Beitr. 35 (1—3): 263—268.

28) 1984: Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — II. — Bonn. zool. Beitr. 35 (1—3): 269—284.

29) 1984: A redescription of *Myrsidea serini* (Mallophaga: Menoponidae), a parasite from passerine birds. — N. Z. J. Zool. 11: 17—22.

30) 1984: — & R.L. Palma: Two new species of *Myrsidea* Waterston (Mallophaga: Menoponidae) from the Golden Whistler, *Pachycephala pectoralis* (Passeriformes: Pachycephalinae). — N. Z. J. Zool. (im Druck).

31) 1984: F. Krapp & H. Klockenhoff: Biometrische Untersuchungen an *Rattus rattus mindanensis* und *Rattus argentiventer* aus Südostasien. — Z. angew. Zool. (im Druck).

32) (in Vorbereitung): Three new species of the genus *Myrsidea* Waterston (Mallophaga, Menoponidae) parasitic on African shrikes (Aves, Laniidae). Herausgegeben von J. Tendeiro. — Bonn. zool. Beitr.

F. Krapp

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

On the presence of shrews (Soricidae) in the Canary Islands

by

A. MARTÍN, R. HUTTERER and G.B. CORBET

The terrestrial vertebrates of the Canary Islands have attracted the attention of numerous zoologists during the last two centuries, but most of these authors concentrated on the study of birds and reptiles. It was only in recent years that a few authors began to study the mammals of these islands (Herter 1972, 1974; Niethammer 1972; Schwabe 1979; Hutterer 1979, 1983). Curiously enough, most of these studies dealt with the taxonomy and distribution of the Algerian hedgehog (*Erinaceus algirus*). The low interest in the Canarian mammals is not surprising as most species are thought to have been brought into the islands by chance or human activity. This is correct for *Mus* sp., *Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Erinaceus algirus* and *Atlantoxerus getulus*. Apart from these, six species of bats have been mentioned in the literature. On Tenerife there have been found remains of a fossil giant rat, *Canariomys bravoi*, which lived during the Plio/Pleistocene as a member of the endemic vertebrate fauna of the Canary Islands. Except for the hedgehog, all mammals are very little known. In this note we present records of two species of Soricidae, a family hitherto unknown from the Canary Islands.

At the end of March 1983 one of us (A. Martín) had the opportunity to visit the arid islets north of Lanzarote. These islands, namely Graciosa, Montaña Clara, Alegranza and the small Roque del Este and Roque del Oeste (or Roque del Infierno) are uninhabited with the exception of Graciosa where a small population of fishermen lives, counting about seven hundred persons. The remaining islets are visited occasionally during summer by fishermen who collect the nestlings of the shearwater (*Calonectris diomedea*), a bird which is very abundant on these rocks. Table 1 presents some topographical characters of the small eastern islands. The marine depth separating this group of islands from Lanzarote, Fuerteventura and Lobos (NE of Fuerteventura) is less than 200 m, so one may consider them as one unit which might have been connected during the last glaciation.

The vegetation of the islets is poor but the plants are perfectly adapted to the climatic conditions. They are characterised by almost no precipitation, high insolation and constant winds containing seawater. In fact the vegetation is very similar to that of Lanzarote and Fuerteventura and resembles also that of the NW coast of Africa. Some major representatives are *Launaea arborescens*, *Euphorbia balsamifera*, *Salsola vermiculata*, *Lycium intricatum*, *Zygophyllum*

Table 1

	Surface area (km²)	Maximum extension (km)	Maximum elevation (m)
Graciosa	27	9	266
Alegranza	12	3.5	289
Montaña Clara	1	2	256
Roque del Este	0.07	0.57	84
Roque del Oeste	0.06	0.22	41

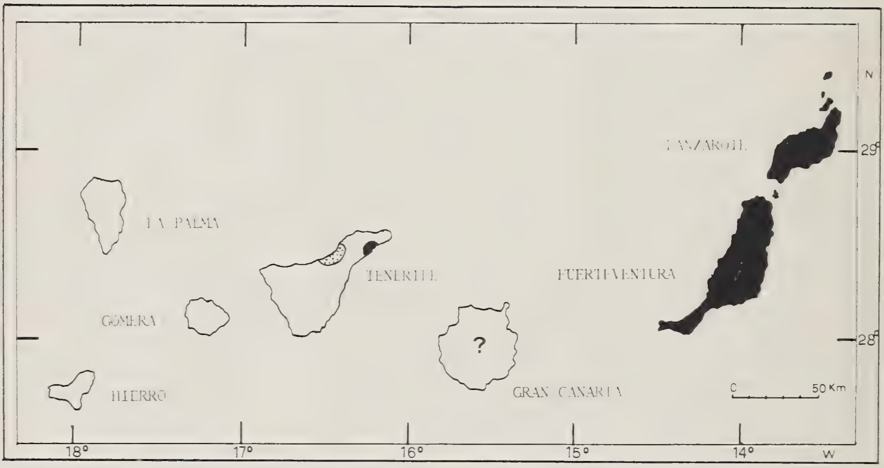


Fig. 1. Distribution of Soricidae in the Canary Islands. In black, *Crocidura russula yebalensis*, stippled, *Suncus etruscus*. A question mark indicates the presumed existence of shrews on Gran Canaria.

fontanesii, *Suaeda* and *Atriplex*. For details of the vegetation see Kunkel (1971).

On one of the four volcanic hills of Graciosa (Montaña Amarilla) several bones were found under a resting site of *Tyto alba*, among which was a skull of a shrew belonging to the genus *Crocidura*. Further analysis of the remains revealed 22 skulls of *Mus* sp., 20 of the lizard *Tarentola angustimentalis*, and several elytra of insects. One of the identified insects (*Pimelia lutaria*) is a beetle endemic to Fuerteventura, Lanzarote and Graciosa. No other indications for the presence of shrews on Graciosa were found. To confirm the presence of shrews in the Canary Islands the following islands and islets were visited:

Lanzarote (9—16 June 1983)

Three shrews were captured in the northern part of Lanzarote near the village of Teguise. Traps were set in abandoned cultivated areas along stone walls. Just beneath there were piles of rocks. The scarce vegetation was formed by *Launaea arborescens*, *Nicotiana glauca*, *Euphorbia balsamifera* and scattered trees of *Ficus carica*. Efforts in other localities in the north (Orzola), center (Masdache) and south (Las Breñas) of the island were without success, probably because most of the traps were entered by mice. However, remains of *Crocidura* were found in pellets of *Tyto alba gracilirostris* (the endemic subspecies of the eastern islands) in the localities Tabayesco and Maguez (NW). In this area the cultivation of vines in lava funnels surrounded by stone walls is very frequent.

Graciosa (23—24 August and 2—5 September 1983)

No shrew was captured, but a few remains were found in pellets of *Tyto alba* at Pedro Barba (NE) and Montaña Bermeja (NW). We think that shrews must be very rare on this island. A batch of owl pellets (*T. alba*) found on Graciosa contained not a single shrew; of the 328 prey items there were 139 *Mus*, 148 *Tarentola*, 34 *Pimelia lutaria*, 3 birds, 2 Orthoptera, 1 *Rattus* and 1 *Lacerta*.

Montaña Clara (18—22 August 1983)

Three shrews were caught in a small barranco in the south of the island. In this place the animals lived in small holes at the foot of a rock fissure not more than 10 m above the sea level. Plants in this zone are *Launaea arborescens*, *Lycium afrum*, *Zygophyllum fontanesii*, *Suaeda* and *Salsola*. Very near to this trap site the remains of five shrews were found in the interior of a water tank. No traps were set in the gran caldera in the north of the island where adequate habitats seem to exist. It is worth noting that no rats and mice were captured on Montaña Clara. Rodents probably do not occur on this island.

Alegranza (25 August—1 September 1983)

No specimens were captured but footprints of shrews were observed at the foot of a coastal cliff in the northern part of the island. Furthermore, a few mandibles of *Crocidura* were collected in a roosting site of *T. alba* near the Montaña Lobos (SE). The number of mice found on Alegranza was very high. As mice feed also on several kinds of insects and snails, competition with *Crocidura* is most probable.

Roque del Este and Roque del Oeste

We have not trapped on these tiny islands, but considering their small size and the little existing vegetation we regard it very unlikely that shrews exist on these rocks.

Fuerteventura and Lobos

One of us collected small mammals on Fuerteventura during May 1981 but failed to get shrews (R. Hutterer). Since then López-Jurado and Ruiz (private communication) collected some shrews and found their remains in pellets of *T. alba* on Fuerteventura and Lobos. We had also the opportunity to study four shrews collected in April 1984 by Guillermo Delgado at La Oliva in the north of Fuerteventura. This material forms part of the collections of the Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife. The shrews were caught at the border of malpais (bad land) and along stone walls. The vegetation at this place consists of *Launaea arborescens*, *Lycium intricatum*, *Senecio kleinia*, *Opuntia dillenii*, *Asparagus* sp. and *Caralluma burchardii*.

Gran Canaria (11—15 May 1983)

Neither in 1981 nor 1983 did we collect a single shrew. In 1983 traps were set near Teror (in cultivated areas near a barranco where there was some running water) but caught only *Rattus rattus* and *Mus* sp. At the same time 32 pellets of *Asio otus* were collected and analysed, but without results. In the same area a student of biology of the University of La Laguna has observed and drawn an animal which doubtless represents a shrew! Furthermore there is a paper in the early literature on birds of the Canary Islands in which the author (Floericke 1903) mentioned shrews as prey of *Buteo buteo* and *Milvus milvus*. The locality mentioned by this author (Pico de Osorio) is not far from Teror. However, ornithologists assess the notes of Curt Floericke with some reservation, at least as regards his scientific papers (Gebhardt 1964). We are forced to do the same here, as he mentioned twice 'shrews and voles' (!) as food of the birds of prey, but not the very common and abundant mice and rats, which presumably have to replace his shrews and voles. Nevertheless we think that the presence of shrews on Gran Canaria is probable but needs confirmation.

Tenerife

From this island we have examined four specimens of *Suncus etruscus* collected by local people near La Victoria (350 m a.sl.) in the northern part of Tenerife (September 1983 to June 1984). In this area terraced fields are abundant on which vines and potatoes are cultivated. The fields are surrounded by stone walls. Houses exist below the trapping site. This mediterranean species is likely to be a recent introduction and is probably at present restricted to this single locality. One of us (Martín, in prep.) has analysed more than 2000 prey items of *Tyto a. alba* from the southern part of Tenerife and found not a single bone of a shrew.

However, after this paper had been completed, a man brought a shrew from Somosierra near Santa Cruz, Tenerife, in the Department of Zoology at La Laguna. This man found the shrew in the garden of his house. It turned out to be a juvenile male of *Crocidura russula* of an age of about ten days (weight 4.7 g), meaning that reproduction of the species occurs on Tenerife. This is a further and most unexpected record from this island. Our present knowledge of the distribution of shrews is summarised in figure 1.

Taxonomical notes

Suncus etruscus (Savi, 1822)

Four specimens were examined which are deposited in the Department of Zoology, University of La Laguna. One adult specimen from La Victoria measured as follows : length of head and body 41 mm, length of tail 27 mm, length of hindfoot 7 mm, length of ear 4.7 mm, condylo—incisive-length of skull 13.1 mm. These measurements are in full accordance with typical material from the Mediterranean region. This tiny shrew occurs mainly in the European part of the Mediterranean. It ist rarely found in northern Africa and known only from the northernmost part of Morocco (Vesmanis, Sans-Coma & Fons 1980). It is therefore most probable that it was imported from Europe via a Spanish port.

Crocidura russula yebalensis (Cabrera, 1913)

We have examined 77 specimens from the Canary Islands which include 11 study skins and skulls (4 Fuerteventura, 3 Lanzarote, 3 Montaña Clara, 1 Tenerife), one in alcohol, two skeletons and 63 skulls from owl pellets. Voucher specimens are deposited in the Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife, Department of Zoology of the University of La Laguna, British Museum (Natural History), London, Museum Alexander Koenig, Bonn, and Naturhistorisches Museum, Wien.

External and cranial measurements are given in tables 2 and 3. Although only a few skins are available it seems that shrews from Fuerteventura have shorter tails and feet than shrews from Montaña Clara. The coloration of the pelage also differs from one island to the other. Four skins from La Oliva, Fuerteventura have a dark greyish-brown dorsal pelage and a similar dark ventral pelage, the hairs of the belly having only short whitish tips. Ears as well as hands, feet and tails are also dark brown. The overall coloration is similar to that of European *Crocidura russula* except for the venter which is darker in the Fuerteventura sample. In contrast to these the skins from Lanzarote and Montaña Clara are much paler. The tips of the dorsal hairs are light brown to sand brown, those of the ventral hairs cream-white. Along with the plumbeous hair bases this gives a speckled appearance. The tail is light coloured and the ears, hands and feet are covered with short whitish hairs. The animals from Lanzarote and Montaña Clara look very much alike and are both different from the shrews of Fuerteventura. The shrews of Lanzarote and Montaña Clara have a kind of desert coloration which is common in the shrews of neighbouring Morocco.

All skins from the Canary Islands have very long and soft fur with dorsal hairs 4.5—5.0 mm in length.

The cranial measurements (Table 3) indicate also a geographical variation in size from one island to another. Skulls from Lanzarote have shorter toothrows (I^1—M^3) and are narrower (M^2—M^2) than skulls from Fuerteventura or Mon-

Table 2. Weight (g) and external measurements (mm) of the Canary *Crocidura*. Means, ranges and sample sizes are indicated.

	Fuerteventura	Lanzarote	Montaña Clara	All Islands
Weight	7.0 (6–8); 4	7.3 (6.5–8.3); 3	8.3 (8–9); 3	7.5 (6–9); 10
Head and body	64.0 (61–69); 4	67.8 (62–74); 3	65.0 (60–70); 3	65.4 (60–74); 10
Tail	35.7 (33–38); 3	38.9 (37–41.7); 3	43.7 (42–45); 3	39.4 (33–45); 9
Hindfoot	12.6 (12–13); 4	13.3 (13–14); 3	13.7 (13–14); 3	13.1 (12–14); 10
Ear	7.7 (7.5–8); 4	10.3 (9.6–11); 3	8.5 (8.5, 8.5); 2	8.7 (7.5–11); 9

Table 3. Cranial measurements of different populations of *Crocidura*. Mean, range and sample size indicated. U = upper unicuspid teeth.

	Alegranza N = 1	Montaña Clara	Graciosa N = 1	Lanzarote	Fuerteventura
Condylo–incisive-length	—	19.67 (19.4–19.9); 4	—	19.26 (18.4–19.8); 5	19.45 (18.6–20.3); 2
I^1–M^3	—	8.40 (8.1–8.7); 4	8.2	8.11 (7.7–8.8); 35	8.65 (8.2–9.1); 2
U^1–U^3	2.5	2.67 (2.5–2.8); 4	—	2.65 (2.4–2.9); 22	2.80 (2.7–2.9); 2
M^2–M^2 (external)	—	5.77 (5.6–5.9); 3	5.3	5.37 (5.0–5.8); 34	5.65 (5.6–5.7); 2
U^1–U^1 (external)	—	2.55 (2.4–2.6); 4	—	2.30 (2.1–2.5); 20	2.50 (2.4–2.6); 2
Height of rostrum at U^3	—	1.87 (1.8–2.0); 3	1.6	1.71 (1.6–1.8); 35	1.75 (1.7–1.8); 2
Height of coronoid process	4.9	5.20 (5.1–5.3); 4	4.8	4.65 (4.2–5.1); 67	5.00 (4.7–5.3); 2

	Canary Islands all data	Morocco (Vesmanis & Vesmanis, 1980	Algeria, data from BM(NH) material
Condylo–incisive-length	19.44 (18.4–20.3); 11	19.04 (18.1–19.8); 22	19.78 (19.2–20.3); 10
I^1–M^3	8.16 (7.7–9.1); 42	8.25 (7.7–8.6); 21	8.72 (8.5–9.0); 10
U^1–U^3	2.67 (2.4–2.9); 29	—	2.66 (2.6–2.8); 9
M^2–M^2 (external)	5.41 (5.0–5.9); 40	5.66 (5.5–5.9); 23	5.87 (5.6–6.1); 10
U^1–U^1 (external)	2.36 (2.1–2.6); 26	—	2.37 (2.2–2.5); 10
Height of rostrum at U^3	1.72 (1.6–2.0); 41	1.70 (1.4–1.9); 23	1.83 (1.6–2.0); 10
Height of coronoid process	4.69 (4.2–5.3); 75	4.56 (4.4–4.8); 23	4.75 (4.5–5.1); 10

taña Clara. There is also a marked individual variation in skull size. Of two shrews found in the same habitat at La Oliva, Fuerteventura, one has a small skull (CIL 18.6 mm) with a weak dentition, and the other one a large skull (CIL 20.3 mm) with heavy teeth and a canine-like U^1 (Figure 2). Both shrews are of similar age. Unfortunately the sexes have not been recorded by the collector, but judged from the skins the two shrews are female and male. It is most likely that the observed differences as well as the wide range of measurements (Table 3) reflect a sexual dimorphism. A sexual dimorphism is not present in the populations of middle Europe but has been recently recorded from a small island (Meda Grossa) off the mediterranean coast of Spain (Sans-Coma, Gomez & Gosalbez 1976). Females are significantly smaller on this island. A sexual dimorphism is also likely to occur in the Moroccan populations of *Crocidura russula yebalensis.* The range of measurements observed (Vesmanis & Vesmanis 1980; Hutterer, unpublished data) is very similar to that of the Canary shrews. We therefore conclude that the Canary shrews are likely to stem from northern African populations.

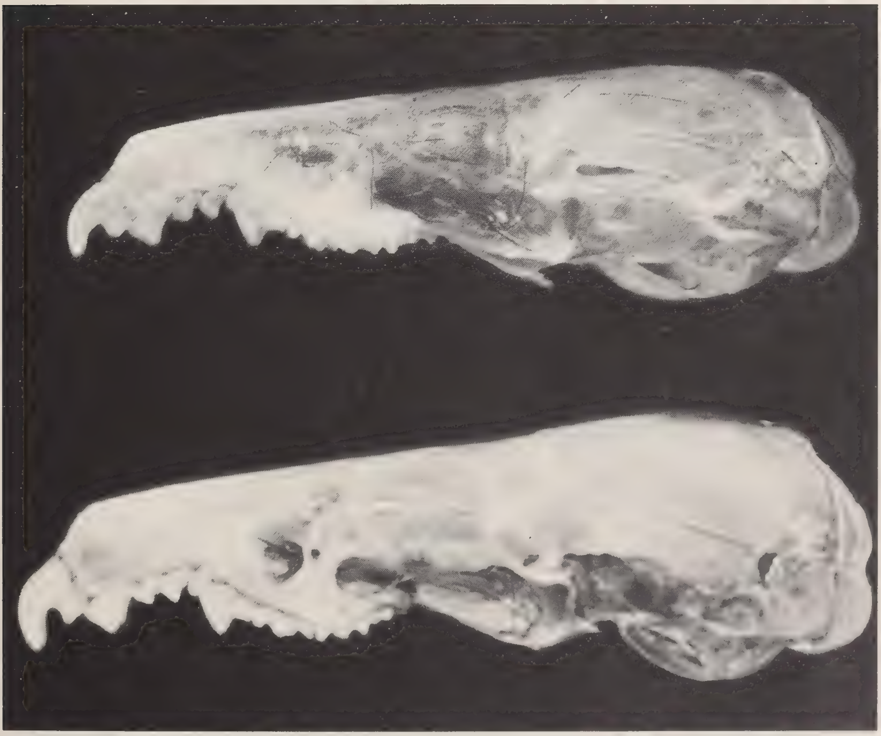


Fig. 2. Two skulls of *Crocidura* from La Oliva, Fuerteventura illustrate the enormous size variation of the Canary population which is probably due to sexual dimorphism.

A major problem is the karyotype of the Canary shrews. López-Jurado and Ruiz (unpublished data) have prepared chromosome slides from a *Crocidura* caught on Fuerteventura, and these gentlemen have kindly placed a photograph of a metaphase at our disposal. Our analysis yields a complement of 2 N = 38 chromosomes, with NF = 54. Six pairs of chromosomes can be classified as submetacentrics, two pairs as subtelocentrics and the remaining eleven pairs as acrocentrics. If this preliminary result is supported by further analysis of additional karyotypes, then the Canary shrew must be regarded as genetically different from the European species, with 2 N = 42 and NF = 60 (Catzeflis 1983). However no chromosome data is available from North African populations and it would be necessary to re-study the many forms recently described from Morocco by Vesmanis & Vesmanis (1980). At this moment we regard the Canary *Crocidura* as conspecific with the Moroccan form *russula yebalensis* for the reasons given above.

Discussion

We have reasons to believe that shrews are not a recent introduction to the Canary Islands but have lived there for quite a long time. The Naturhistorisches Museum Wien has a specimen (NMW 9100) labeled 'Kanarische Inseln' which was collected between 1885 and 1887 by Vojtech Frič, a Czechoslovakian who travelled several times to South America (Bauer, in litt. 1984). The specimen is a juvenile female preserved in spirit with the skull extracted. Although its skull is very young, the teeth agree well with the *Crocidura* recently collected in the Canary Islands. The old specimen has very pale extremities similar to the Lanzarote shrews.

Martín observed that the older people of Lanzarote of an age of about seventy years always remember the existence of 'ratones de hocido largo' as they invariably name the shrews. A further reason for the long existence of shrews is that a nest of *Tyto alba gracilirostris* found on Lanzarote contained bones of *Crocidura* down to a depth of 5 cm.

Biometrical data and cranial characters support our view that the colonists came once from the NW coast of Africa. However, the observed differences in colour and size between populations of different islands indicate also that genetic changes have occurred. Probably chromosomal changes have also occurred but our present information is too scanty to draw final conclusions. We cannot find constant morphological characters that would separate the Canary shrews from mainland forms of *Crocidura russula*.

Sexual dimorphism in size is probably present in the Canary shrew. Its adaptive significance is still unknown but the phenomenon itself is frequent among subtropical and tropical shrews of Africa.

Populations like that on Montaña Clara seem to be well adapted to the special conditions of this small island. Presumably they are even more successful than mice which apparently do not live on this island. At least partial competition between shrews and mice on the small islands is indicated by our data.

The main distribution of *Crocidura* on the eastern islands Lanzarote (plus the islets) and Fuerteventura might be interpreted as a support of the landbridge theory developed by Rothe (1974) and based mainly on the finding of fossil ratite eggshells (*Aepyornis* and *Struthio*). These fossils date from the Late Tertiary. However, *Crocidura* is a young genus with fossil records only from the Pleistocene. Therefore a later colonisation from the continent of Africa sometime since the Pleistocene seems more likely. The striking colour differences between the populations of Fuerteventura and Lanzarote might be the result of different colonisations, or simply an effect of genetic drift.

Acknowledgements

We are grateful to Mr. L. López-Jurado and G. Delgado who provided us with information and specimens collected by them, and also to Mr. E. Hernández and M. Ascanio who helped us to trap in some of the localities. Dr. K. Bauer informed us about the historical record in the Vienna museum, and Dr. H. Schifter sent a copy of Floericke (1903). To all we express our sincere thanks.

Summary

Two species of Soricidae are recorded from the Canary Islands. *Suncus etruscus* was found on Tenerife and *Crocidura russula* on Fuerteventura, Lobos, Lanzarote, Graciosa, Montaña Clara, Alegranza, and Tenerife. Shrews probably also occur on Gran Canaria. An old museum record of that species dates from 1887. The taxonomy of the Canary *Crocidura* is discussed in detail. Notes are given on coloration, size variation, sexual dimorphism and the karyotype. It is concluded that the Canary *Crocidura* is likely to stem from North African populations of *Crocidura russula yebalensis.*

Zusammenfassung

Zwei Spitzmausarten werden erstmals von den Kanarischen Inseln gemeldet. *Suncus etruscus* wurde auf Teneriffa gefangen und *Crocidura russula* auf Fuerteventura, Lobos, Lanzarote, Graciosa, Montaña Clara, Alegranza und Teneriffa. Spitzmäuse kommen vermutlich auch auf Gran Canaria vor. Ein historischer Beleg von den Kanarischen Inseln im Naturhistorischen Museum Wien datiert von 1887. Die Taxonomie der kanarischen *Crocidura* wird diskutiert, und es werden Angaben über Färbung, Größenvariation, Geschlechtsdimorphismus und Karyotyp gemacht. Aus den vorliegenden Daten wird gefolgert, daß die kanarischen *Crocidura* wahrscheinlich von nordafrikanischen Populationen der *Crocidura russula yebalensis* abstammen.

Literature cited

Catzeflis, F. (1983): Relations génétiques entre trois espèces du genre *Crocidura* (Soricidae, Mammalia) en Europe. — Mammalia 47: 229—236.

Floericke, C. (1903): Aus der Heimat des Kanarienvogels. — Mitt. österr. Reichsb. Vogelkde Vogelschutz Wien, 3: 41—44, 56—58, 63—66.

Gebhardt, L. (1964): Die Ornithologen Mitteleuropas. — Brühl, Gießen, 404 pp.

Herter, K. (1972): Der Igel von Gran Canaria. — Zool. Beitr., N.F., 18: 311—313.

— (1974): Der Igel von Fuerteventura. — Zool. Beitr., N.F., 20: 147—150.

Hutterer, R. (1979): Occurrence of the European free-tailed bat *Tadarida teniotis* on Hierro, Canary Islands. — Afr. Small Mammal Newsl. 3: 6—7.

— (1983): Über den Igel (*Erinaceus algirus*) der Kanarischen Inseln. — Z. Säugetierkunde 48: 257—265.

Kunkel, G. (1971): La vegetación de la Graciosa y notas sobre Alegranza, Montaña Clara y el Roque del Infierno. — Monogr. biol. canar. 2: 4—67.

Niethammer, J. (1972): Der Igel von Teneriffa. — Zool. Beitr., N.F., 18: 307—309.

Rothe, P. (1974): Canary Islands — origin and evolution. — Naturwissenschaften 61: 526—533.

Sans-Coma, V., I. Gomez & J. Gosalbez (1976): Eine Untersuchung an der Hausspitzmaus (*Crocidura russula*) auf der Insel Meda Grossa (Katalonien, Spanien). — Säugetierkdl. Mitt. 24: 279—288.

Schwabe, H.N. (1979): Die Igel von Gran Canaria. — Z. Säugetierkunde 44: 132—134.

Vesmanis, I.E., V. Sans-Coma & R. Fons (1980): Die Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) in Tunesien (Mammalia: Insectivora). — Afr. Small Mammal Newsl., s.n. 3: 1—46.

— & A. Vesmanis (1980): Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Marokkos . . . — Zool. Abh. st. Mus. Tierk. Dresden 36: 11—80.

Addresses of the authors: Aurelio Martín, Departamento de Zoologia, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias; Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1; Gordon B. Corbet, British Museum (Natural History), Cromwell Road, London, England.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Intraspecific and interpopulation morphologic variation in the sharp-eared bat, *Myotis blythii* (Tomes, 1857) (Chiroptera: Vespertilionidae), from Greece

by

J.G. ILIOPOULOU-GEORGUDAKI

Zoological Laboratory, University of Patras, Patras, Greece

Introduction

The sharp-eared bat *Myotis blythii* (Tomes, 1857) is represented in Greece by two subspecies, namely *M. b. oxygnathus* (Monticelli, 1885) on the Greek mainland and *M. b. omari* Thomas, 1906 which in Greece has a confirmed distribution only on the island of Crete (Iliopoulou-Georgudaki, 1979).

The specimens of the first subspecies are smaller and dark colored whereas those of the second are larger and pale.

The purpose of this work is to examine the intraspecific and interpopulation morphologic variation of the species in the Greek area of its range, as well as to study the population on the island of Lesvos.

Several investigators (Bate 1905, Miller 1912, Pohle 1953, Lanza 1957, Kahmann 1959, Niethammer 1962, V. van Laar & Daan 1964) have reported a number of specimens of the species from Greece as *Myotis oxygnathus*, without any detailed study. Strelkov (1972), based on bibliography, has supposed that the population of *M. blythii* on Crete must be assigned subspecifically to *omari*, together with the populations of the Greek islands in the east Aegean. Pieper (1977) recorded one *M. blythii* which he had collected from owl-pellets in Crete. Iliopoulou-Georgudaki (1979) studied specimens from Crete and confirmed the occurrence of *Myotis blythii omari* in that island. Felten et al. (1977) recorded *M. b. oxygnathus* in continental Greece, but these authors were unable to decide on a subspecific allocation of the insular populations of *M. blythii* from the eastern Mediterranean part of its range.

Material and methods

A total of 225 specimens of *Myotis blythii* from the localities in Greece indicated in Fig. 1 were studied. The number of individuals from different localities are as follows: 1) Macedonia: cave "Saranta Camares", Kilkis (3. 9. 1973) 1 ♀; 2) Sterea Hellas: Monastiracion, Acarnania (3. 6. 1964) 3 ♂, 2 ♀; 3) N. Peloponnesus: cave "Limnon", Achaia (1. 10. 1967) 1 ♂, 1 ♀; same locality (17. 5. 1974) 3 ♂, 24 ♀; 4) S. Peloponnesus: Flomochorion, Laconia (20. 6. 1966) 64 ♀; 5) Lesvos: Mithymna (1. 7. 1965) 27 ♂, 65 ♀; Polychnitos (14. 4. 1980) 1 ♀; 6) Crete: cave "Micro Lavyrinthaki", Eracleion (8. 8. 1973) 15 ♂, 18 ♀. The main part of the material is in the Zoological Museum of the University of Patras, some reference specimens are deposited in the Museum Alexander Koenig, Bonn.

The following body and skull measurements were taken from each specimen: total length (TL), length of tail (T), hind foot length (HF), ear length (E), tragus length (Tr), forearm length (F), greatest length of skull (GLS), condylobasal length (CL), zygomatic breadth (ZB), breadth of braincase (BB), interorbital constriction (InCon), length of upper toothrow (CM^3), length of lower toothrow (CM_3), mandible length (M). All measurements were taken with dial calipers and recorded in millimeters.

Since no external measurements other than forearm length were available for the Cretan specimens, and also since the body measurements of the S. Peloponnesian sample are from specimens preserved in alcohol, forearm length alone among external measurements has been used in the final suite of characters (Table 4).

External observations made by the collector such as sex, date and localitiy of collection were recorded for each specimen.

For the determination of the coloration of the fur the colour table of Zimmermann (1952) was used.

For the comparisons, the specimens from the mainland were grouped into sample categories of North and South Peloponnesus; the small number of individuals from the specific localities in each area were combined within these general groupings.

For the statistical treatment, a univariate analysis of variance (ANOVA) was employed to assess intergroup morphometric divergence on a character-by-character basis, and Student's t-test used for comparing the means between pair of samples. The ANOVA program was also used to calculate standard statistics such as Bartlett's test for homogeneity of variances and comparisons of treatment means. Subsequently the means of the metrical data were subjected to an Unweighted Pair Group Method clustering program (UPGM), using arithmetic averages, and phenograms were constructed based upon both correlation and distance matrices. The data analyzed, representing the means of 9 of the characters in the four geographical regions (the OTUs), are listed in table 4.

Observations

Pelage. The colour of the upper parts is not uniform: it is paler on the head and neck than on the back. This is due to the less extensive dark basal banding of the hairs on the head and neck. The general coloration of the fur provides a remarkable differentiation between the insular specimens (Lesvos) which are paler to fair, and those of continental Greece which are darker with brownish shades. In the Lesvos specimens an olive brown basal band and a dark olive buff upper band are distinguishable on the back, and an olive brown basal and a marguerite yellow upper band on the abdominal region. On the other hand, on the back of the specimens from the mainland a bister colour basal band and an upper band intermediate between buffy brown and verona brown are distin-

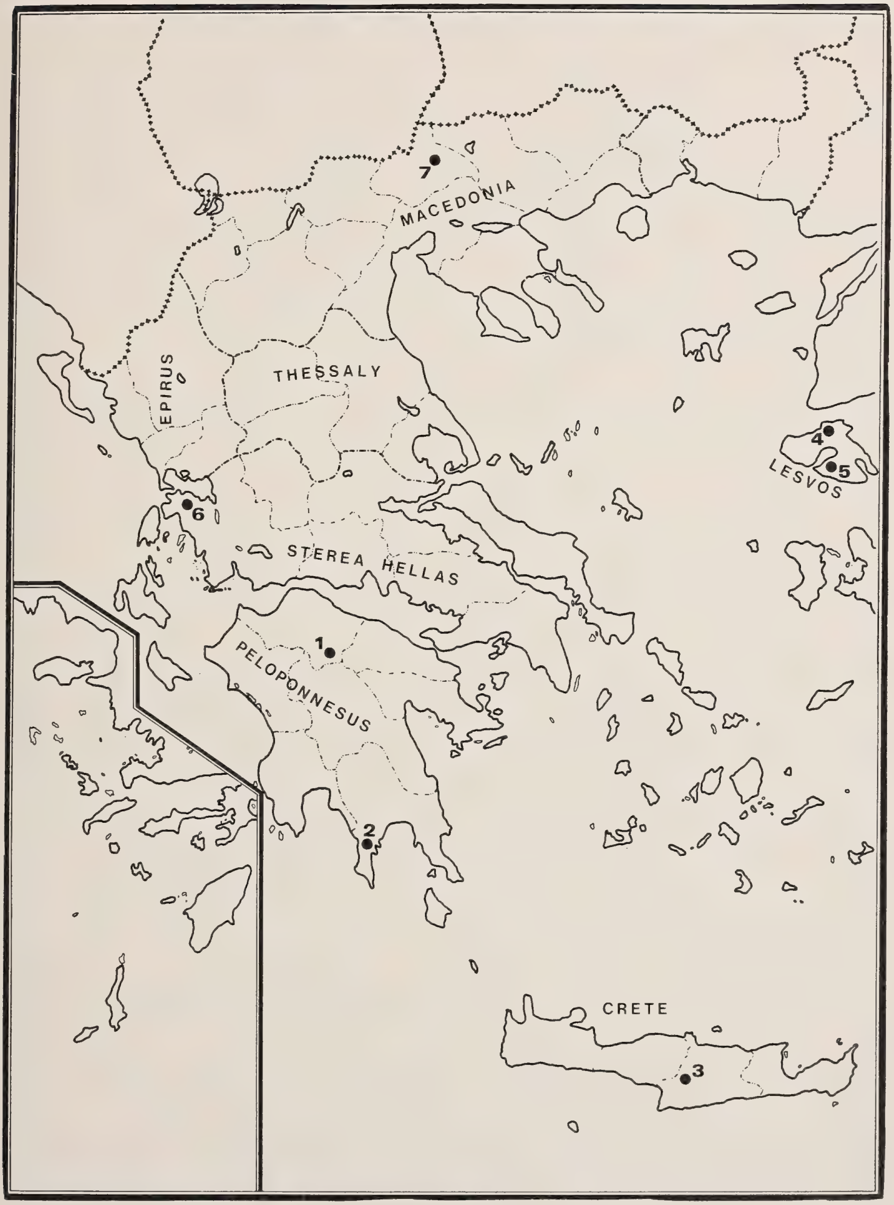

MACEDONIA
EPIRUS
THESSALY
STEREA HELLAS
PELOPONNESUS
LESVOS
CRETE
1
2
3
4
5
6
7

Fig. 1. Map of Greece showing the localities of the specimens of *Myotis blythii* studied in this paper. — 1, cave "Limnon", Achaia; 2, Flomochorion, Laconia; 3, cave "Micro Lavyrinthaki", Eracleion; 4, Mithymna; 5, Polychnitos; 6, Monastiracion, Acarnania; 7, cave "Saranta Camares", Kilkis.

Table 1. Measurements of *Myotis blythii* from North and South Peloponnesus.

	North Peloponnesus ♀					South Peloponnesus ♀				
	N	Range	$\bar{x}$	SD	CV	N	Range	$\bar{x}$	SD	CV
TL	19	126.0—138.0	131.10	3.31	2.52	61	119.0—135.0	128.31	3.40	2.65
T	19	56.0—64.0	60.47	2.34	3.87	61	54.0—62.0	58.07	2.30	3.96
HF	18	13.0—15.0	13.86	0.48	3.46	62	11.0—13.6	12.51	0.57	4.56
E	20	21.0—25.0	22.20	1.06	4.77	61	20.1—24.0	22.25	0.82	3.69
TR	20	10.0—12.0	10.90	0.47	4.31	62	9.2—12.8	10.93	0.61	5.58
F	21	56.0—60.7	58.03	1.21	2.09	62	56.5—61.2	58.81	1.36	2.31
GLS	22	20.5—22.0	21.07	0.37	1.76	66	20.2—22.0	21.11	0.43	2.04
CL	21	19.6—21.0	20.16	0.38	1.88	65	19.5—21.3	20.26	0.40	1.97
ZB	18	13.2—14.1	13.64	0.22	1.61	36	13.1—14.1	13.65	0.26	1.90
BB	21	9.1—10.0	9.53	0.24	2.52	64	9.0—10.0	9.56	0.20	2.09
InCon	25	4.9—5.5	5.08	0.15	2.95	66	4.7—5.3	5.04	0.12	2.38
CM^3	24	8.2—9.0	8.60	0.23	2.67	66	8.2—9.3	8.62	0.20	2.32
CM$_3$	23	9.0—9.7	9.30	0.22	2.37	66	8.8—9.9	9.33	0.21	2.25
M	23	15.6—16.8	16.15	0.30	1.86	64	15.2—17.0	16.24	0.33	2.03
					$\overline{CV} = 2.76$					$\overline{CV} = 2.84$

Table 2. Measurements of *Myotis blythii* from Lesvos.

	♀					♂				
	N	Range	$\bar{x}$	SD	CV	N	Range	$\bar{x}$	SD	CV
TL	64	121.0—140.0	129.41	3.76	2.91	27	122.0—138.0	129.00	4.43	3.43
T	64	55.0—65.0	59.69	2.61	4.37	27	54.0—65.0	59.22	2.59	4.38
HF	64	12.0—14.6	13.16	0.61	4.64	27	12.0—14.6	13.35	0.78	5.79
E	64	20.0—23.8	21.76	0.90	4.14	27	20.1—22.8	21.54	0.95	4.42
TR	64	9.3—12.6	10.55	0.60	5.69	27	9.8—12.3	10.60	0.61	5.75
F	60	57.0—64.4	60.10	1.56	2.60	27	55.1—60.3	57.94	1.43	2.45
GLS	43	20.1—22.4	21.34	0.47	2.20	21	20.9—22.6	21.60	0.48	2.22
CL	41	19.5—21.4	20.58	0.46	2.23	21	19.9—21.7	20.73	0.47	2.27
ZB	23	12.9—14.3	13.82	0.39	2.82	14	13.6—14.4	14.02	0.26	1.85
BB	49	9.0—10.1	9.59	0.24	2.50	23	9.4—10.0	9.74	0.18	1.85
InCon	52	4.8—5.6	5.18	0.19	3.67	24	5.1—5.7	5.32	0.16	3.00
CM^3	58	8.3—9.1	8.74	0.21	2.40	26	8.5—9.3	8.83	0.20	2.26
CM$_3$	59	9.0—9.9	9.37	0.19	2.03	23	9.0—10.0	9.46	0.24	2.54
M	57	15.8—17.3	15.56	0.32	1.93	23	16.0—17.6	16.72	0.46	2.75
					$\overline{CV} = 3.15$					$\overline{CV} = 3.21$

guishable, whereas in the abdominal region a mummy brown basal band and a light buff coloured upper band are discernible. Unfortunately no skin from Crete was available for a study of coloration.

Dental differentiation. Variability has been noted in the shape of the margin of the crown of the lower premolar, which fluctuated between the two extreme forms A and B, shown in fig. 2. One or other form was present in different pro-

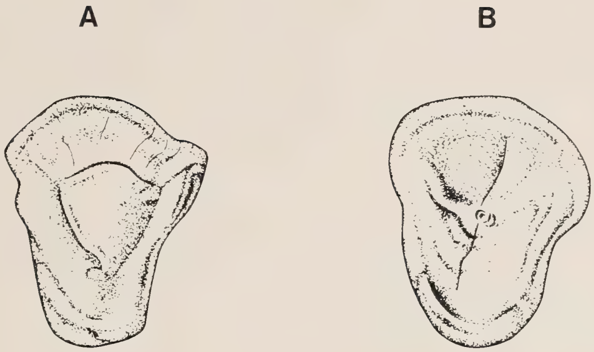


Fig. 2. Extreme variants of the margin of the second lower premolar (PM_2) of *Myotis blythii* in Greece.

portions between the samples: in the male and the female specimens from Lesvos 68 % were similar to the A and 32 % to the B form. A greater proportion of the A form was also noted among the female specimens of the N. Peloponnesus sample where 87.5 % have been identified as to the A form and only 12,5 % as B. On the other hand, the opposite has been noted among the female specimens from the S. Peloponnesus with 27 % placed in the A form and 73 % in B. It must be mentioned that the A form is characteristic of *Myotis myotis* whereas the B form is particularly abundant in *Myotis blythii omari* from Crete with 84.5 % against 15.5 % of the A form.

Sexual variation. A t-test was used to test for significant differences between adults of each sex in the Lesvos and Crete samples (Table 5); in both samples males averaged larger in all variables except forearm length. For the Lesvos sample, F and InCon were significantly different ($P < 0.01$), BB differed at a signifi-

Table 3. Measurements of *Myotis blythii* from Crete.

	♀					♂				
	N	Range	$\overline{x}$	SD	CV	N	Range	$\overline{x}$	SD	CV
F	18	56.0— 62.4	59.17	1.79	3.03	15	54.0— 60.0	56.75	1.47	2.59
GLS	18	21.2— 22.4	21.81	0.33	1.51	14	21.6— 22.7	22.11	0.32	1.45
CL	18	20.4— 21.6	20.95	0.36	1.72	14	20.8— 21.9	21.30	0.37	1.74
ZB	18	13.7— 14.7	14.17	0.23	1.62	13	14.2— 15.0	14.54	0.28	1.93
BB	18	9.4— 10.2	9.73	0.21	2.16	15	9.5— 10.2	9.89	0.22	2.22
InCon	18	4.9— 5.4	5.30	0.15	2.83	15	5.2— 5.5	5.30	0.13	2.45
CM^3	18	8.6— 9.1	8.89	0.24	2.70	15	8.9— 9.5	9.11	0.19	2.09
CM_3	18	9.4— 10.0	9.67	0.17	1.76	15	9.6— 10.2	9.81	0.19	1.94
M	18	16.3— 17.3	16.69	0.28	1.68	15	16.7— 17.5	17.04	0.28	1.64

cance of $P < 0.05$, but in the rest of the variables (GLS, CL, ZB, CM^3, CM_3, M) there was no significant difference. For the Crete sample F, ZB, CM^3, M were significantly different ($P < 0.01$); GLS, CL, BB, CM_3 differed at a level of $P < 0.05$, and only InCon did not differ. That is why the sexes are studied separately in each sample.

Individual variation. According to the CV of which values are given in tables 1, 2 and 3, the lowest degree of variation is displayed by the North Peloponnesus ♀ population on the basis of the BB, and the highest by the Lesvos ♂ population on the basis of the hind foot. Generally, the CV of the body measurements was greater than that of the skull for all the samples, F was the least variable of the body characters. InCon and CM^3 were the most variable skull measurements and GLS and ZB the least variable. The specimens from Crete were the least variable with $\overline{CV} = 2.00$, whereas those from Lesvos were the most variable with $\overline{CV} = 3.21$.

Results

Univariate analysis. Significant geographic variation is shown by each of the 9 characters used (Table 6). Mandible length, condylobasal length, greatest length of skull, length of lower toothrow, zygomatic breadth, and forearm length ex-

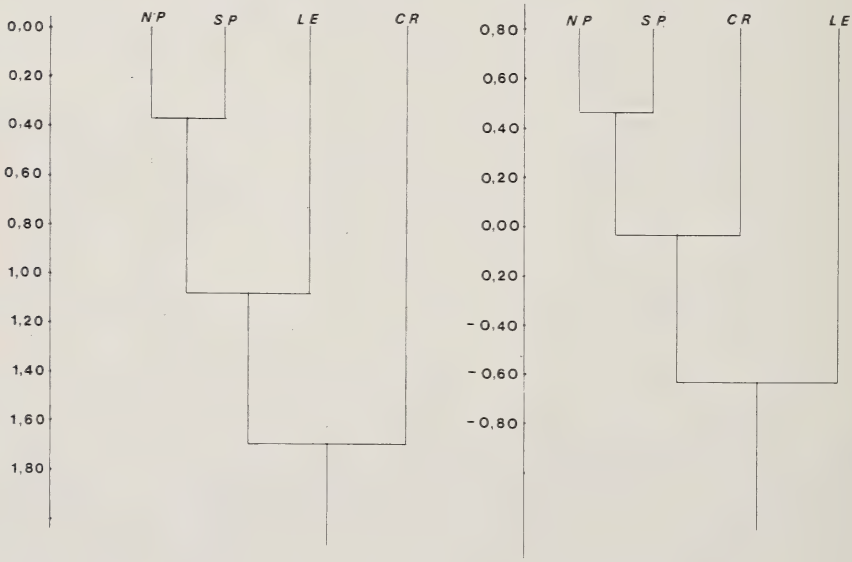


Fig. 3. Phenograms of samples of *Myotis blythii* (taxonomic distance phenogram to the left, and correlation phenogram to the right).

Table 4. Data used in cluster analysis of the populations of *Myotis blythii*; these represent mean values from the female specimens.

Characters	N. Pelop.	S. Pelop.	Lesvos	Crete
F	58.0	58.8	60.1	59.2
GLS	21.1	21.1	21.4	21.8
CL	20.2	20.3	20.6	21.0
ZB	13.6	13.6	13.8	14.2
BB	9.5	9.6	9.6	9.7
InCon	5.1	5.0	5.2	5.3
CM^3	8.6	8.6	8.7	8.9
CM_3	9.3	9.3	9.4	9.7
M	16.2	16.2	15.6	16.7

Table 5. Comparisons of *Myotis blythii* populations by t-test. Significant values at $P < 0.05$ are indicated by an asterisk.

	♀ N.Pelop.— S.Pelop.	♀ N.Pelop.— Lesvos	♀ S.Pelop.— Lesvos	♀ Lesvos— Crete	Lesvos ♂ — ♀	Crete ♂ — ♀
TL	—	1.77	—	—	0.45	—
T	—	1.77	—	—	0.79	—
HF	—	4.49*	—	—	1.25	—
E	—	1.83	—	—	1.05	—
TR	—	2.39*	—	—	0.36	—
F	2.33*	5.52*	4.87*	2.16*	6.18*	4.19*
GLS	0.39	2.61*	2.97*	3.95*	1.83	2.58*
CL	1.01	3.60*	4.14*	3.02*	1.21	2.70*
ZB	0.14	1.75	2.01	3.37*	1.70	4.04*
BB	0.57	0.96	0.72	2.18*	2.66*	2.13*
InCon	1.32	2.31*	4.88*	2.43*	3.13*	0.00
CM^3	0.40	2.67*	3.23*	2.56*	1.84	2.88*
CM_3	0.58	1.43	1.11	6.00*	1.79	2.23*
M	1.14	5.28*	5.40*	13.43*	1.77	3.38*

hibited the greatest interlocality variation; breadth of braincase had the lowest F-value.

Cluster analysis. The cluster on the left of the taxonomic distance phenogram in Fig. 3 is composed of the mean values of specimens from North and South Peloponnesus and represents all the animals from the mainland. Insular specimens from Lesvos appear intermediate between the mainland cluster and that of bats from Crete.

In the phenogram using correlation coefficients a change in the arrangement of the insular samples is noted, as the specimens from Crete are intermediate between the mainland cluster and the animals from Lesvos.

Table 6. Interlocality variation in 9 characters in *Myotis blythii* derived from a single-classification analysis of variance.

Character	d.f.	F ratio
Forearm length	3,161	13.67
Greatest skull length	3,145	15.28
Condylobasal length	3,141	18.01
Zygomatic length	3,91	14.78
Breadth of braincase	3,148	3.51
Interorbital constriction	3,158	8.62
Length of upper toothrow	3,162	10.30
Length of lower toothrow	3,161	15.24
Mandible length	3,158	20.59

$P < 0.05$ for F ratios exceeding 2.60

Conclusions

I interpret the univariate and cluster analysis as well as the coloration of the fur and the comparative dental morphology, as revealing that *Myotis blythii* is represented in Greece by three forms. Among them are the two currently recognized subspecies from the mainland and from Crete. *M. b. oxygnathus* from the mainland represents the smallest and darkest coloured specimens examined. *M. b. omari* is characterized by large cranial size and is known from Crete.

The bats from Lesvos are pale coloured, with measurements intermediate between those of the two recognized subspecies, except that they have a larger forearm length in the females and show the largest variation among the sample of the species. Moreover, after the estimation of the differences between populations, as expressed by the phenograms, the Lesvos sample may represent an undescribed taxon or new geographic variant with a distribution extending from Lesvos to the neighboring area of Asia Minor and the adjacent insular groups of the East Aegean. I therefore propose a new name,

Myotis blythii lesviacus Iliopoulou n. subsp.

Holotype: ZMPU 3377, ♀ ad. Mithymna, in a cave, Lesvos, Greece; J. Ondrias 1—7—65; Skin and skull.

Distribution: In the island of Lesvos and in the neighboring area of Asia Minor and the adjacent insular groups of the East Aegean as well.

Diagnosis: An intermediate (see table 4), pale-colored representative of *M. blythii.* Measurements of the holotype are toward the upper limits of variation in the sample we have measured. Following are measurements of the type, followed first by the mean values of the female specimens from Lesvos and then the extremes in parentheses: total length, 132.0, 129.41 (121.0—140.0); tail length, 62.0, 59.69 (55.0—65.0); hind foot length, 13.8, 13.16 (12.0—14.6); ear length, 22.6, 21.76 (20.0—23.8); tragus length, 11.0, 10.55 (9.3—10.6); forearm length, 62.0, 60.10 (57.0—64.4); greatest length of skull, 21.5, 21.17 (20.1—22.0); condylobasal length, 20.8, 20.48 (19.5—21.4); zygomatic breadth, 14, 13.82 (12.9—14.3); breadth of braincase, 9.8, 9.58 (9.0—10.1); interorbital constriction, 5.1, 5.18 (4.8—5.6); length of upper toothrow, 8.4, 8.71 (8.2—9.2); length of lower toothrow, 9.3, 9.14 (8.7—9.6); length of mandible, 16.9, 16.83 (16.0—17.5).

Remarks: Compared with *M. b. oxygnathus* and *M. b. omari*, *M. b. lesviacus* is intermediate in most mensural variates, except forearm length, and distinguishable in color at least from *M. b. oxygnathus.*

The name *lesviacus* alludes to the distribution region of the new subspecies.

Specimens examined: (total number of 27 ♂ and 66 ♀). Lesvos. In a small cave of Mithymna (1—7—1965) 27 ♂, 65 ♀; Polychnitos, in an old mine tunnel (14—4—80) 1 ♀ (Fig. 1). Five paratypes in the Museum Alexander Koenig, Bonn.

Acknowledgements

I thank J. McNeill, who provided valuable comments and criticisms on the manuscript.

Summary

Intraspecific and interpopulation morphologic variation in *Myotis blythii* from Greece is assessed. Univariate and cluster analysis, as well as the study of coloration and dental differentiation reveal that *M. blythii* is represented in Greece by three races: *M. b. oxygnathus* on the mainland, *M. b. omari* on Crete and a new geographic variant on Lesvos which is named *M. b. lesviacus.*

Zusammenfassung

Die intraspezifische und interpopulare morphologische Variation wurde bei Fledermäusen der Art *Myotis blythii* aus Griechenland untersucht. Univariate und Clusteranalysen sowie das Studium von Färbungsvariation und Zahndifferenzierung zeigen, daß die Art *Myotis blythii* in Griechenland mit drei Rassen vertreten ist: *M. b. oxygnathus* auf dem griechischen Festland, *M. b. omari* auf Kreta, und einer neuen geographischen Rasse von der Insel Lesbos, die als *M. b. lesviacus* beschrieben wird.

References

Bate, D.M.A. (1905): On the mammals of Crete. — Proc. zool. Soc., London, 2: 315—323.

Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1977): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil IIIa. — Senckenbergiana biol., Frankfurt, 58: 1—44.

Harrison, D.L., & R.E. Lewis (1961): The large mouse-eared bats of the Middle East, with description of a new subspecies. — Journ. Mammalogy, Lawrence, 42 (3): 372—380.

Iliopoulou-Georgudaki, J. (1977): Taxonomy and geographical distribution of the Chiroptera of Greece. — Thesis, 1—173 (unpublished).

— (1979): A record of *Myotis blythii omari* (Mammalia, Chiroptera) from Crete, Greece. — Bonn. zool. Beitr., Bonn, 30: 22—26.

— & J. Ondrias (1978): Population variation in *Miniopterus schreibersi* from Greece. — Biologia gallo-hellenica, Athens, 7 (1—2): 223—232.

Kahmann, H. (1959): Beitrag zur Kenntnis der Fledermaus-Fauna auf der Insel Kreta. — Säugetierkdl. Mitt., München, 7: 153—156.

Laar, V. van, & S. Daan (1964): On some Chiroptera from Greece. — Beaufortia, Amsterdam, 10: 159—160.

Lanza, B. (1957): Su alcuni Chirotteri della penisola Balcania. — Monitore zool. ital., Firenze, 15 (1/2): 3—6.

Miller, G.S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe in the collection of the British Museum. — British Museum (Natural History), London, 1—1019.

Niethammer, J. (1962): Die Säugetiere von Corfu. — Bonn. zool. Beitr., Bonn, 13 (1/4): 1—49.

Pieper, H. (1977): Fledermäuse aus Schleiereulen-Gewöllen von der Insel Kreta. — Z. Säugetierkunde, Hamburg, 42: 7—12.

Pohle, H. (1953): Über Fledertiere von Kreta. — Z. Säugetierkunde, Hamburg, 17 (1): 14—20.

Simpson, G., A. Roe & R. Lewontin (1960): Quantitative zoology. — Harcourt, Brace & World, New York.

Sokal, R., & J. Rohlf (1969): Biometry. — Freeman, San Francisco.

— & P.H.A. Sneath (1963): Principles of numerical taxonomy. — Freeman, San Francisco.

Strelkov, P. (1972): *Myotis blythii* (Tomes, 1857): distribution, geographical variability and differences from *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). — Acta theriol., Warszawa, 17: 355—380.

Zimmermann, K. (1952): Vergleichende Farbtabellen. — Schöps, Frankfurt a.M.

Address of author: Dr. J.G. Iliopoulou-Georgudaki, Zoological Laboratory, University of Patras, Patras, Greece.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmales (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.) — Nachtrag

von

ERNST VON LEHMANN

Es soll im folgenden kurz über den weiteren Verlauf der Kaninchenzucht, dessen Anfang 1981 beschrieben wurde, berichtet werden, wobei den Interessenten empfohlen wird, den — pragmatischen — Anfang nachzulesen und die Abbildungen zu vergleichen. — Es hieß bei der Zusammenfassung zu Punkt 1:

> „Die Vererbung der Tigerung ist nicht mit einer einfachen Allelenreihe zu interpretieren, weil verschiedene Stufen, d. h. mehrere, abweichende Morphen (Scheckungsbilder) von einem, heterozygot veranlagten Tier bei Paarungen mit Nichttigern hervorgebracht werden. In beiden Fällen, also beim Pferd und Kaninchen, erweisen sich die Grundlagen dieser verschiedenen Stufen als zahlreiche, gleichgerichtete, polymere Faktorenpaare (Homomerie) . . ."

Wir haben, 1., schon zu Beginn der Zucht bei der Paarung von Standard X einfarbig Standardtiere, Mantelschecken und Einfarbige (wie p. 48 berichtet) erhalten und damit schon den Sachverhalt der Polymerie bestätigen können. 2. haben wir aus dieser Aufspaltung ersehen können, daß das Standard-Stammtier (♂) heterozygot für K war, denn es gab 50 % Einfarbige unter den Nachkommen. In der weiteren Inzucht von Mantel X Mantel (F_1) gab es in der F_2 (37 Tiere) eine Aufspaltung in Chaplinmorphe, Standardmorphe, Tigerung, Mantelschecken und Einfarbige. Diese zuletzt genannten ergaben 23,65 % aller Tiere, also fast genau die erwarteten 25 %. Auch die Mantelschecken erbrachten ziemlich genau die erwartete Zahl, und es war also klar, daß Mantelschecken heterozygote Kk-Träger sind. 3. ergab nun aber eine Rückkreuzung von Mantel X Standard (F_1 X F_2), sowie von Tiger X Mantel (F_2 X F_2) bei 29 Tieren Chaplin, Tiger, Standard und Mantel, aber keine Einfarbigen! Das bedeutet, daß Standardmorphen (wie auch Tiger) das K doppelt (homozygot) führen können! Es ist also die alte Lehrmeinung, KK-Tiere seien immer Chaplins (Weißschecken) und die Heterozygoten (Kk) Standardtiere, dahin zu korrigieren, daß KK-Träger alle Morphen von Mittelweiß bis Chaplin, also auch Standardtiere umschließen können, und nur die Mantelschecken (überwiegend schwarz) stets Heterozygote (Kk) darstellen.

Es ist aber aus der Zucht des weiteren deutlich geworden, daß wir es zwar mit einem polymeren Erbgang zu tun haben (durch intensive Inzucht haben wir zusätzlich rezessive, verändernde Faktoren beobachten können, die unten noch besprochen werden sollen), daß es sich aber nicht, wie zunächst vermutet, um Homomerie, sondern um heteromere, kumulative Polymerie handelt. Bei der Annahme gleichartiger beteiligter Faktorenpaare (Homomerie) hätten wir z. B. auch (bei zwei angenommenen Paaren = Aa, Aa) in der F_2 statt der erhaltenen 25 % nur 6,25 % einfarbige Kaninchen erzielen können (aa, aa), s. v. Lehmann 1983, p. 33.

Die zusätzlich in Erscheinung getretenen Faktoren sind unabhängig von dem Scheckungsfaktor A (oder En oder DRSch), wie Searle 1968 auch ausdrücklich betont. Es sind ganz offensichtlich Genveränderungen infolge pathologischer Prozesse, die beim Zusammentreffen mit den Ausfallerscheinungen, die die eigentliche Scheckung hervorrufen, als Nebenprodukt noch eine weitere Steigerung des Pigmentschwundes oder veränderte Muster bewirken. Es sei hier an die zahlreichen, an sich unabhängigen, die Tigerung steigernden Abnormitäten in Auge, Haut und Haar des Pferdes erinnert, die 1981 p. 56 ff ausführlich behandelt wurden.

Man kann also annehmen, daß nicht die Verdoppelung des Scheckungsfaktors K allein z. B. die Anfälligkeit der Tiere bewirkt (denn nicht nur die Weißschecken führen KK, sondern u. U. auch Standardtiere und Tiger), sondern Gene rezesiver, pathologischer Bereiche, wenn sie mit der Scheckung zusammen und durch Inzucht gehäuft zum Zuge kommen. Dies gilt in unserem Falle — neben dem gelegentlich Auftreten von Ringauge = Sclera — vor allem für die Sterilität, die ja unabhängig von der Scheckung auch in anderen Stämmen erblich auftreten kann. Es setzt bei unseren Tieren nämlich nach gesteigerter Inzucht eine Sterilität der Tiere nach der F_2 und RF_2 ein (13 Monate lang waren überhaupt

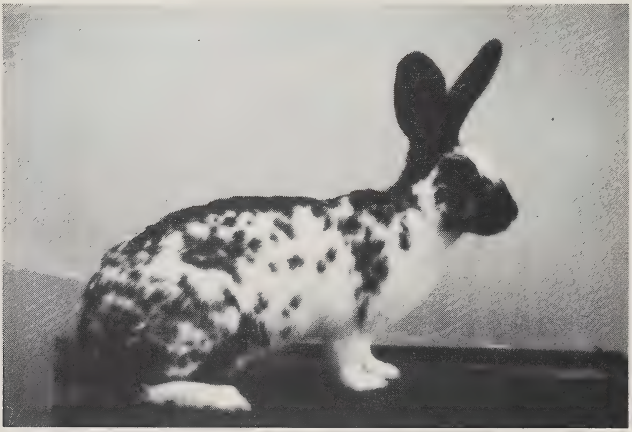


Abb. 1: Tiger (Dt. Riesenschecke) aus Mantel mal Mantel. Zucht Udo Döring-Impekoven

keine Würfe mehr zu erreichen!); nach 13 Monaten fiel schließlich ein zahlenschwacher Wurf von 5 Tieren, von denen ein Weißschecke (Chaplin) bald nach der Geburt einging. Die Tiere sind im übrigen bei natürlicher Futterzusammensetzung und Haltung im besten Allgemeinzustand, aber ganz offensichtlich auf dem Wege zur völligen Sterilität und zeigen gewisse Verschiebungen des Scheckungsmusters: Es gab in der F_2 doppelt so viele Chaplins als erwartet, ferner tauchten Tiger auf (Abb. 1), die es bei den Ausgangstieren nicht gab (P und F_1), diese Tiger brachten es bei der Rückkreuzung (s. o.) auf mehr als 20 % der Nachzucht (erwartet 12,5 % bei der Annahme zweier heteromerer Faktorenpaare).

Leider sind diese Tiger z. T. von herabgesetzter Vitalität und zeigen eine verzögerte Entwicklungsspanne, so daß unser Ziel, sie als homozygoten, neuen Farbschlag der Dt. Riesenschecken herauszubringen, auch aus diesem Grunde wohl nicht erreicht werden kann. Es sei aber zum Schluß ausdrücklich hervorgehoben, daß die belastenden, rezessiven Faktoren zum Teil auch von der einfarbigen(!) Stammutter eingebracht worden sein müssen, so daß sich relativ schnell die beschriebene „Inzuchtdepression" (s. Rudolph & Kalinowski 1982) entwickeln konnte. — Es ist daher auch in der Züchterpraxis nicht, wie man annehmen sollte, das Ziel, reinerbige Tiere im gewünschten Standardtyp zu erhalten, sondern es geht primär darum, die Heterozygotie aufrecht zu erhalten wegen der nachteiligen Häufung der pathologischen Begleiterscheinungen bei den homozygoten Schecken!

Literatur

v. Lehmann, E. (1981): Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmales (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.). — Bonn. zool. Beitr. 32: 47—66.

— (1983): Etwas über die Scheckung der Tylopoden. — Zool. Garten N.F. 53: 32—40.

Rudolph, W., & T. Kalinowski (1982): Das Hauskaninchen. — Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt, 124 S.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. von Lehmann, Im Wiesengrund 18, 5305 Impekoven bei Bonn.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Das Gaumenfaltenmuster bei Schliefern, Elefanten und Sirenen

von

M. EISENTRAUT

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Die den harten Gaumen der Säugetiere bedeckende Haut zeigt mehr oder weniger quer verlaufende Falten oder Leisten, die Rugae palatinae, deren Muster sehr unterschiedlich ausgebildet sein kann. Innerhalb der niederen und höheren systematischen Kategorien zeigt es jedoch eine relativ hohe Konstanz, so daß es bei Untersuchungen verwandtschaftlicher Beziehungen als ein wichtiges morphologisches Merkmal angesehen werden kann, wie in einer monographischen Bearbeitung bereits früher schon dargelegt wurde (Eisentraut 1976). Dabei scheint es verständlich, daß, je weiter die stammesgeschichtliche Abzweigung und damit die selbständige Weiterentwicklung einer Säugetierordnung zurückliegt, um so mehr sich besondere Differenzierungen ausbilden können. Darüber hinaus sind aber auch Beispiele für sekundär erfolgte Rückbildung und selbst für ein vollständiges Verschwinden der Gaumenfalten bekannt, und zwar bei einem im Laufe der Entwicklung auftretenden Verschwinden ihrer funktionellen Bedeutung.

Da über das Vorkommen und Muster der Gaumenfalten bei Angehörigen der Überordnung der Paenungulaten bisher teilweise nur wenige und sich anscheinend widersprechende Angaben gemacht wurden, sollen im folgenden an Hand von neuem, mir vorliegendem Material einige ergänzende Ausführungen gemacht werden. Es handelt sich um die Angehörigen der drei Ordnungen der Hyracoidea, Proboscidea und Sirenia, die sich bereits im Alttertiär herausdifferenziert haben und durch Fossilfunde von eozänen Vertretern bekannt geworden sind.

Für das mir zugänglich gemachte neue Material, teils in Form von Fotos, teils von Alkoholmaterial, bin ich folgenden Personen zu besonderem Dank verpflichtet: Prof. Dr. O. von Frisch, Zoologisches Museum Braunschweig (Alkoholpräparat des Fötus von *Elephas maximus*), Dr. M. Gorgas, Tiergarten Augsburg (Gaumenfotos von *Elephas maximus*), Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (Gaumenfotos von *Loxodonta africana* juv. und *Procavia capensis*), Prof. Dr. E. Lang, Zoologischer Garten Basel (Gaumenfotos von *Loxodonta africana*), Dr. W. Leuthold, Tsavo-Park in Kenia, jetzt Zürich (Gaumenfotos von *Loxodonta africana*), Dr. Helene Marsh, James Cook University of North Queensland (Gaumenfotos von *Dugong dugong*).

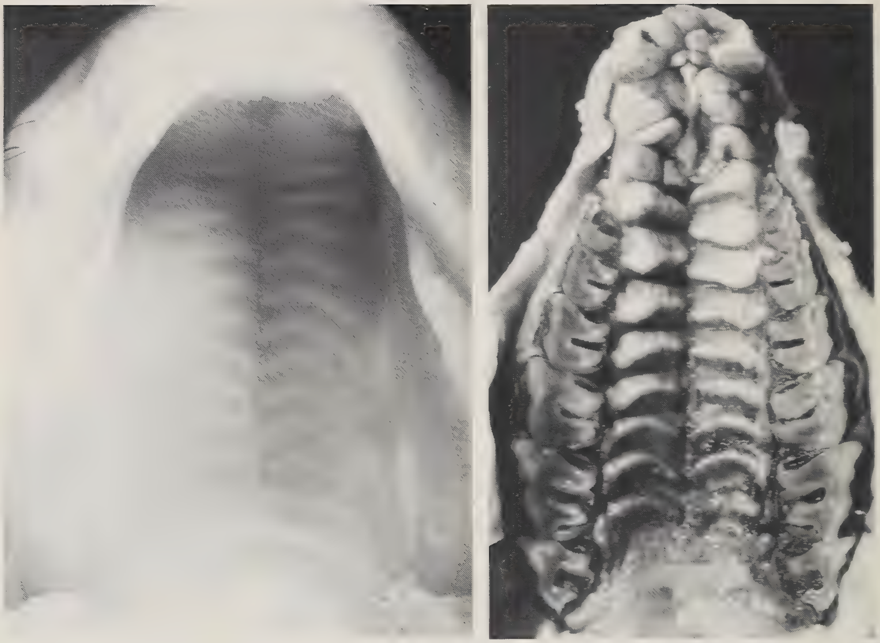


Abb. 1 (links): Gaumen eines Fötus von *Procavia capensis.*
Abb. 2 (rechts): Gaumen eines erwachsenen Klippschliefers, *Procavia capensis.*

Bearbeitung

Hyracoidea

Ein gut entwickeltes Gaumenfaltenmuster finden wir noch bei den wenigen heute lebenden Vertretern der Schliefer. Die von Linton (1905) gegebene etwas schematisch gezeichnete Abbildung, die in der oben genannten Gaumenfalten-Monographie übernommen wurde, entspricht nicht ganz den Gegebenheiten. Das in Abb. 1 gezeigte Foto vom Gaumen eines Fötus von *Procavia capensis* (Scheitel-Steiß-Länge 59 mm) vermittelt das Aussehen der embryonalen Anlage der Falten. Von einer Mittelfurche gehen nach den Seiten 12 Falten ab. Die vorderen stehen nahezu senkrecht zur Längsachse. Die folgenden lassen einen zunehmend stärker gebogenen Verlauf erkennen, und die Schenkel biegen an den Seiten zunehmend nach hinten um. Der hintere, faltenartig ausgebildete durchgehende Abschlußbogen des harten Gaumens wurde nicht mitgezählt.

Abb. 2 zeigt den Gaumen eines erwachsenen Tieres der gleichen Art. Bei ihm sind ebenfalls 12, von einer Mittelfurche ausgehende geteilte Falten vorhanden, die im vorderen Teil etwas alternierend zueinander stehen und hier eine sehr breite flache Form aufweisen, während die caudalwärts folgenden schmaleren Falten stärker nach hinten umbiegen. Das Faltenmuster kann ohne Bedenken dem Staffeltyp zugerechnet werden, wie wir ihn in sehr typischer Form bei den Perissodactylen und Artiodactylen finden. Durch diese Übereinstimmung wird die gemeinsame stammesgeschichtliche Verbindung zu den paleozänen Condylarthra bestätigt (vgl. Thenius 1979). Zum Vergleich mit einem typischen Staffelmuster sei hier das bisher noch nicht beschriebene Gaumenfaltenbild eines Pinselohrschweines (*Potamochoerus porcus*) beigefügt (Abb. 3).

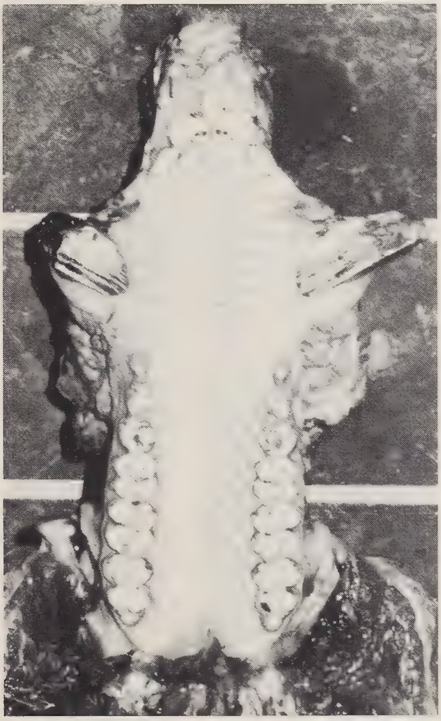
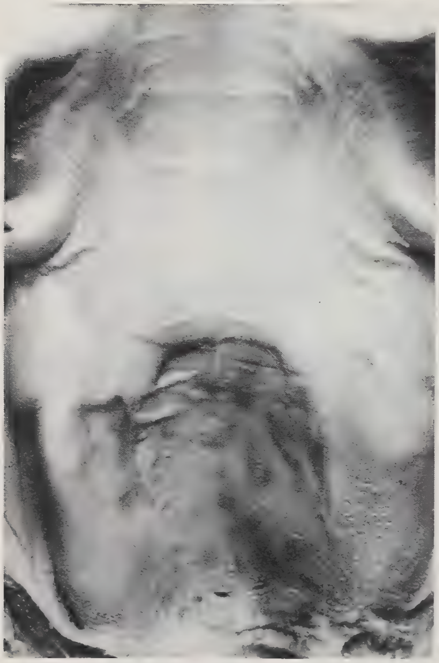


Abb. 3: Gaumen von *Potamochoerus porcus.*

Proboscidea

Unterschiedlich waren bisher die Ansichten über das Vorkommen von Gaumenfalten bei den heutigen Vertretern der Elefanten. Eales (1926) erwähnt in ihrer Arbeit, daß in manchen älteren Untersuchungen keinerlei Faltenbildung festgestellt wurde. Die von Eales selbst gebrachte Zeichnung des Gaumenfaltenmusters bei einem Fötus von *Loxodonta africana* ist leider sehr schematisch ausgeführt. Sie läßt 16 von einer mittleren Längsleiste ausgehende kurze und am Ende caudalwärts gebogene Fältchen erkennen, deren gleichmäßige Anordnung als Staffelmuster gedeutet werden könnte. Die gleiche Autorin glaubt, auch in dem geöffneten Maul lebender erwachsener Elefanten Gaumenfalten erkennen zu können.

Nach diesen anscheinend sich widersprechenden Angaben erschien es erforderlich, an neuem Material Untersuchungen vorzunehmen. Bei einem mir vorliegenden, nicht näher etikettierten Fötuspräparat (Kopf-Rumpf-Länge 34 cm) von einem aufgrund der Ohrform zweifellos Indischen Elefanten (*Elephas maximus*) sind klar hervortretende, wenn auch nur dünn entwickelte Gaumenfalten zu erkennen, wie Abb. 4 und 5 zeigen. Sie bedecken die Gaumenfläche von der Papilla palatina an bis zum Abschluß des harten Gaumens. Die vorderen zwei sind nur als kurze Fältchen angelegt. Die übrigen gehen von einer mittleren Raphe teils als durchgehende, teils als geteilte Falten seitlich ab und biegen am Ende in einer geschwungenen Kurve oder mit einem schärferen Knick nach hinten um. Ihre Zahl beträgt 11; der Abstand der Falten voneinander ist etwas unterschiedlich, so daß man allenfalls von einem stark reduzierten und differenzierten Staffelmuster sprechen könnte.



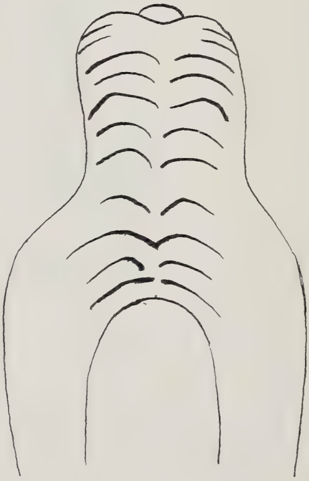


Abb. 4 (links): Gaumen eines Fötus von *Elephas maximus.*
Abb. 5 (rechts): Zeichnung des Gaumens von Abb. 4.

In Ermangelung eines Fötus von *Loxodonta africana* konnte der Gaumen eines frischtoten jungen Afrikaners (Schulterhöhe 120 cm, ca. 6 Monate alt) untersucht werden. Wie Abb. 6 zeigt, sind etwa 12 Falten zu erkennen, die jedoch nur dünn und schwach in Erscheinung treten, und zwar sowohl im intermolaren als auch im prämolaren Gaumenbereich (die auf der linken Seite sichtbaren Längsfaltungen sind durch sekundär nach dem Tode aufgetretene Schrumpfungen der Gaumenbedeckung entstanden und lassen hier die Gaumenfalten kaum noch erkennen). Der Verlauf der Gaumenfalten ist unregelmäßig, teils gebogen, teils mehrfach eingeknickt und teilweise seitlich nach hinten umgebogen. Rostral- und caudalwärts werden sie undeutlicher und verschwinden dann ganz. Die geringe Ausbildung läßt darauf schließen, daß sie wohl ~~kaum noch~~ eine funktionelle Bedeutung haben.

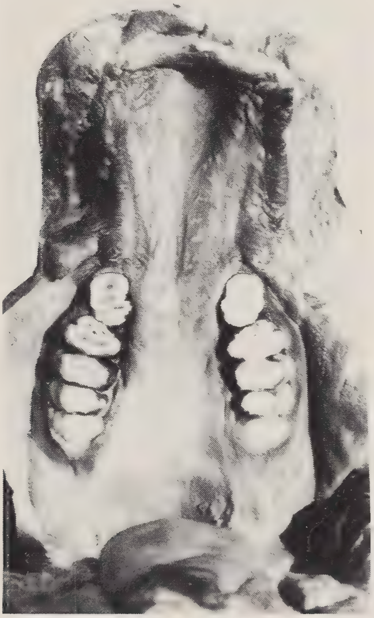


Abb. 6: Gaumen eines ca. 6 Monate alten Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*).

Diese Annahme ist um so mehr berechtigt, wenn man folgende Ergebnisse bei erwachsenen Elefanten beider Gattungen beachtet. Wie schon früher gezeigt (Eisentraut 1976, Abb. 143), kann man bei dem von Herrn Dr. Gorgas zur Verfügung gestellten Foto von einem erwachsenen Indischen Elefanten schwach entwickelte Falten erkennen. Ein ähnliches Bild zeigt das von Herrn Prof. Lang übermittelte Gaumenfoto bei einem Afrikanischen Elefanten. Dagegen sind auf einem von mir untersuchten Gaumen eines im Zoo eingegangenen Elefanten der

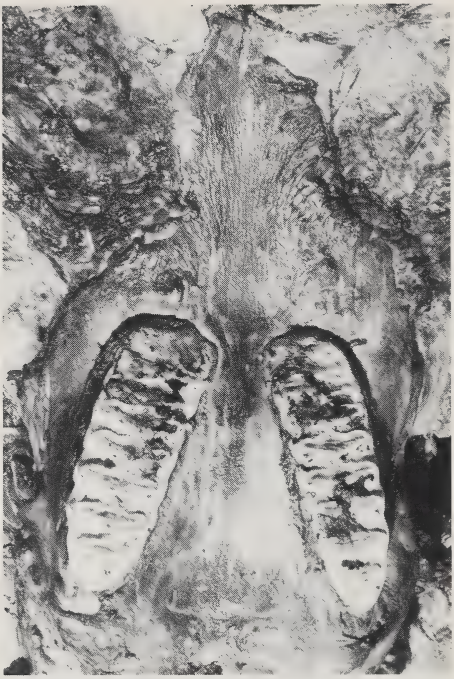


Abb. 7: Gaumen eines erwachsenen Afrikanischen Elefanten (*Loxodonta africana*).

gleichen Art weder auf der etwas rauhen prämolaren, noch auf der intermolaren Gaumenbedeckung irgendwelche Faltenbildungen zu entdecken (Abb. 7). Den gleichen negativen Befund kann ich auf den von Herrn Dr. Leuthold angefertigten Fotos von einem jüngeren Männchen und einem älteren Weibchen, beide im Tsavo-Park in Kenia erlegt, feststellen.

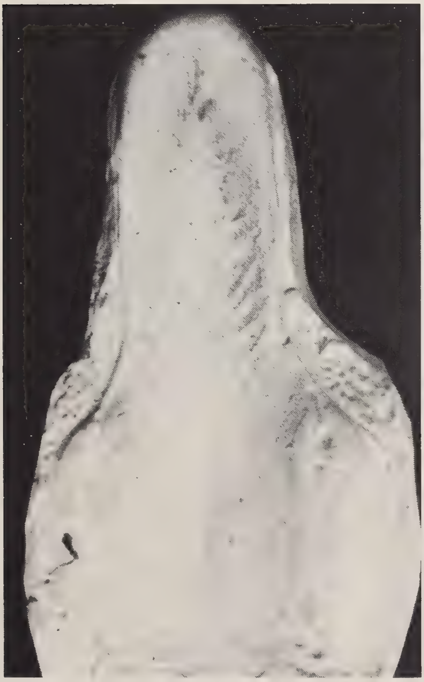
Diese Befunde ergeben folgendes Bild: Man kann annehmen, daß bei den Föten beider Elefanten-Gattungen offenbar meist Gaumenfalten ausgebildet sind, jedoch nur sehr dünn und schwach. Bei erwachsenen Elefanten können noch Gaumenfalten vorkommen, nicht selten aber, und vor allem bei älteren Tieren, hat eine Rückbildung im Laufe des Lebens bis zu einem völligen Verschwinden stattgefunden, zweifellos ein Zeichen dafür, daß die Gaumenfalten keine funktionelle Bedeutung mehr haben. Ihr mögliches Vorhandensein, vor allem bei Föten und Jungtieren, unterstreicht die Annahme, daß Gaumenfalten ganz allgemein ein sehr altes und konservatives Attribut der Säugetiere sind.

Sirenia

Relativ wenig ist bisher über Gaumenfalten bei Sirenen bekannt, die zwar in nähere Beziehung zu den beiden vorgenannten Ordnungen gestellt werden, sich aber schon in sehr früher geologischer Zeit aus landbewohnenden Vorfahren zu sekundär an das Wasserleben angepaßten Säugetieren entwickelt und spezialisiert haben.

Die rezenten Vertreter der Sirenen gehören zu zwei Familien: Dugongidae mit den zwei Arten *Dugong dugong* und *Rhytina gigas* (ausgestorben) und Trichechidae mit der in drei Arten aufgespaltenen Gattung *Trichechus* (*manatus, inunguis* und *senegalensis*). Beide Familien dürften im Eozän, spätestens im Oligozän, bereits selbständig gewesen und auf getrennten Entwicklungswegen weitergegangen sein.

Für die eingangs erwähnte monographische Bearbeitung lag frisches Material nur von *Trichechus manatus* vor, und zwar in einem adulten Exemplar und einem Fötus. Bei ersterem erkennt man auf dem schwach nach unten abgewinkelten vorderen Gaumenteil eine Anzahl von unregelmäßigen, durch eine mittlere Längsfurche getrennten wulstigen Auffaltungen (vergl. Eisentraut 1976 Abb. 141), die nach vorn außen gerichtet sind. Sie sind mit teilweise in Reihen ange-



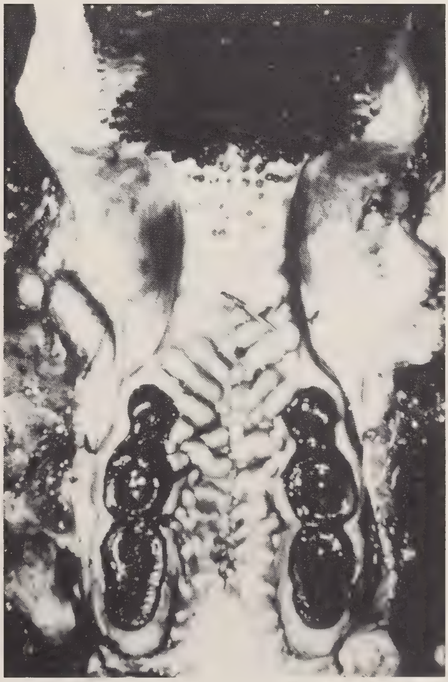


Abb. 8 (links): Gaumenabguß eines Fötus von *Trichechus manatus.*
Abb. 9 (rechts): Gaumen von *Dugong dugong.*
Fotos: E. Schmitz (Abb. 1−4, 7−8), Dr. R. Hutterer (Abb. 6), Dr. H. Marsh (Abb. 9).

ordneten Hornpapillen bedeckt und bilden dadurch eine rauhe Reibfläche, der eine ebenfalls rauhe Hornplatte im vorderen Teil des Unterkiefers entspricht. Da bei *Trichechus* die Backenzahnreihen gut entwickelt sind, dürften diese gegeneinander wirkenden Flächen vor allem zum Greifen und Festhalten der als Nahrung aufgenommenen Algen und sonstiger Wasserpflanzen dienen und weniger zum Zerreiben dieser Nahrungsstoffe. Bei dem in Abb. 8 wiedergegebenen Gaumen eines Fötus sind zahlreiche, von einer mittleren Raphe ausgehende, schräg nach vorn außen gerichtete Falten zu erkennen, deren Muster dem Staffeltyp zugerechnet werden kann. Caudalwärts verschwinden die Falten mehr und mehr, so daß der hintere Gaumenbereich frei von ihnen ist.

Ein anderes Bild ergibt das jetzt vorliegende Foto vom Gaumen eines erwachsenen Dugong, über den bereits kurz berichtet wurde (Marsh & Eisentraut 1984). In der oben angeführten Gaumenfalten-Monographie konnte bis dahin lediglich auf eine ältere Literaturangabe (Gudernatsch 1908) Bezug genommen werden, die besagt, daß das intermolare Gaumenfeld faltenfrei sei. Wie aus Abb. 9 ersichtlich, trifft dies für die neu vorliegenden Exemplare nicht zu. Bei ihnen ist der hintere maxillare Gaumenbereich von seitlichen breiten wulstigen Falten bedeckt, die sich auch noch etwas in den antemolaren Raum ausdehnen und hier sehr deutlich ausgeprägt sind. Sie steigen, wie bei *Trichechus*, als Teilstücke von der Mitte aus schräg nach außen an. Caudalwärts lösen sich die Falten in dem intermolaren Bereich auf und sind in Gestalt und Verlauf völlig unregelmäßig. Man darf daraus wohl wiederum schließen, daß sie kaum noch eine funktionelle Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung haben. Vielmehr dürfte diese Funktion allein dem vorderen, stark abgeknickten Teil des Ober- und Unterkiefers zukommen, die beide ebenso wie auch bei *Trichechus* von je einer rauhen Reibfläche bedeckt sind. Beim Dugong dürften auch die Backenzähne ihre Funktion als Kauwerkzeuge kaum noch erfüllen, da sie nur bei jüngeren Tieren noch angelegt sind, in späteren Jahren aber ausfallen.

Das Muster der im hinteren Gaumenteil wulstförmig ausgebildeten Gaumenfalten kann man durchaus dem Staffeltyp zurechnen, was auch der stammesgeschichtlichen Herkunft entspricht.

Zusammenfassung

An Hand von neuem Material wird über das Gaumenfaltenmuster bei den drei Ordnungen der Paenungulaten berichtet. Bei *Procavia* ist das Muster sowohl bei Föten als auch bei Erwachsenen gut ausgebildet und erinnert an einen etwas vereinfachten Staffeltyp, wie er in typischer Weise bei Perissodactylen und Artiodactylen in Erscheinung tritt. Bei beiden Elefantengattungen, *Loxodonta* und *Elephas*, sind bei Föten dünne Gaumenfalten vorhanden, bei erwachsenen Tieren können sie jedoch völlig verschwinden und dürften, sofern noch in rückgebildeter Form vorhanden, keine funktionelle Bedeutung bei der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung mehr haben. Das gleiche ist für die noch erkennbaren wulstförmig ausgebildeten Falten bei den beiden Familien der Sirenen anzunehmen.

Summary

Based on new material the palatal ridges pattern of the three orders of Penungulates is reported. In *Procavia* the pattern is well differentiated as well in foetal as in adult specimens, reminding of a somewhat simplified echelon type as typically exhibited by Perissodactyls and Artiodactyls. In both elephant genera (*Loxodonta*, *Elephas*) thin ridges are present in foetal specimens. In adults they can be completely reduced, but likely — if still rudimentarily present — do not have a functional meaning for food uptake and processing. The same should be true for the stuffed-shaped ridges that are retained by both the Sirenian families (Trichechidae and Dugongidae).

Literatur

Eales, N.B. (1926): The anatomy of the head of a foetal African Elephant, *Elephas africanus*. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh 54: 491—552.

Eisentraut, M. (1976): Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. — Bonn. zool. Monogr. Nr. 8: 1—214.

Gudernatsch, J.F. (1908): Zur Anatomie und Histologie des Verdauungstraktes von *Halicore dugong* Erxl. — Morph. Jahrb. 37: 586—613.

Linton, R.G. (1905): On the morphology of the mammalian Palatine Rugae. — Vet. Journ.: 220—252.

Marsh, H., & M. Eisentraut (1984): Die Gaumenfalten des Dugong. — Z. Säugetierk. 49, im Druck.

Thenius, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme. — Uni-Taschenbücher 865, Fischer, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. M. Eisentraut, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 160, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Report on two small bird collections from the Gebel Elba region, southeastern Egypt

by

STEVEN M. GOODMAN

Museum of Zoology, The University of Michigan, Ann Arbor

Introduction

The specimens that are the subject of this paper are from two separate collections and were obtained in southeastern Egypt, predominantly in the Gebel Elba region. This area is defined here for convenience rather than by distinct geographical boundaries as 25 ° N. to the north, the Sudanese political border to the south, the Red Sea coast to the east and 33 ° E. to the west. In a few cases material collected outside of this area is presented to further document new or unusual distributional information.

In 1954, 1964 and 1967 expeditions under the direction of Dr. Harry Hoogstraal, Medical Zoology Department, U.S. Naval Medical Research Unit No. 3 (NAMRU-3) visited the area to make collections of vertebrates and their ectoparasites. Many of the results of the 1954 expedition have been previously published; the introduction and itinerary by Hoogstraal et al. (1957 a), the ectoparasites by Hoogstraal et al. (1957 b), the reptiles and amphibians by Schmidt & Marx (1957), and the mammals by Hoogstraal et al. (1957 b). The birds collected remain hitherto unpublished. Although Vaurie examined some of these specimens for his reviews of Palearctic birds (1959, 1965 and earlier papers in "Systematic Notes on Palearctic Birds" 1954—1964, published as a 53-part series in American Museum Novitates), he seldom made reference to a specific specimen. On the 1964 and 1967 expeditions birds were collected by Mr. Ibrahim Helmy and Dr. Dale Osborn. The vertebrate specimens from these collections are housed in the Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago and a portion are part of the Conover Collection (CC) in the FMNH, except for one specimen which is in the American Museum of Natural History (AMNH), New York.

The second collection was secured in 1938 and early 1939 by Lewa Abdallah El Negumi and party on an expedition to the area that was affiliated with the Zoological Society of Egypt (Greaves, 1939). I have not been able to determine if the party was in the region continuously during this period or on separate expeditions. All of the specimens reported from this collection are housed in the

Giza Zoological Museum (GZM), Cairo. I was not able to examine some specimens which were prepared as life-like mounts and are currently on exhibition in the public portion of the museum. Several of the birds obtained on this expedition were reported by El Negumi (1949) and El Negumi et al. (1950). Neither of these works critically evaluated nor summarized the specimens.

The only other major bird collection from the area appears to be that obtained by Schrader for Meinertzhagen in 1928 and cursorily referred to in Meinertzhagen (1930). Most of this collection is housed in the British Museum (Natural History) (BMNH), Tring and a small portion is in the AMNH. Although not presented in the annotated list below, many of the Meinertzhagen specimens have been examined and in a few cases compared to birds from the Hoogstraal collection.

Wherever possible the gazetteers of Osborn & Helmy (1980) and United States Board on Geographic Names (1959) have been followed for Egyptian locality spellings and coordinates. Specimen collection localities mentioned in the text (locality, governorate[1], coordinates) include:

Bir Abraq, RSG, 23°25’N, 34°48’E
Bir Kansisrob, SGAA, 22°15’N, 36°22’E
Gebel Abraq, RSG, 23°23’N, 34°45’E
Gebel Elba, SGAA, 22°11’N, 36°21’E
Gebel Kansathrope, not located
Gebel Shallal (Shellal), SGAA, 22°01’N, 36°30’E
Mersa Halaib, SGAA, 22°13’N, 36°38’E
Wadi Akwamtra, SGAA, 22°13’N, 36°18’E
Wadi Darawena, SGAA, 22°11’N, 36°22’E
Wadi Hareitra, SGAA, 22°05’N, 36°07’E
Wadi Hodein, RSG, 23°04’N, 35°30’E
Wadi Jahliyah (Gaela of El Negumi), RSG, 23°31’N, 35°08’E
Wadi Kansathrope, not located
Wadi Kansisrob, SGAA, 22°15’N, 36°22’E
Wadi Naam, RSG, 23°18’N, 34°59’E
Wadi Rabdate (Rabdeit), SGAA, 22°11’N, 36°24’E
Wadi Shaab, SGAA, 22°48’N, 35°33’E
Wadi Shallal (Shellal), SGAA, 22°12’N, 36°40’E
Wadi Sid Abgouab, not located
Wadi Sukkari, RSG, 25°03’N, 34°49’E
Wadi Umm Taghir, RSG, 26°41’N, 33°46’E
Wadi Yoider, SGAA, 22°17’N, 36°18’E

Unless otherwise noted all specimens are skins and in adult plumage. Dr. Hoogstraal’s (HH) original field numbers have been included after the museum number. All measurements are in mm and when ranges are given, these are generally followed (in parentheses) by the mean measurement and the number of individuals measured (n). The wing measurement given is the arc (flattened wing). The tarsus and tail were measured in the standard manner. The systematic order and English names generally follow Vaurie (1959, 1965), and Hall & Moreau (1970) and Snow (1978) for non-Palearctic forms. General distributional information was obtained from these four works, Mackworth-Praed & Grant (1957) and other sources cited herein.

---

[1] RSG = Red Sea Governorate; SGAA — Sudan Government Administration Area, which is within the political boundaries of Egypt, but under the legal jurisdiction of the Sudanese Government.

Description of area

Gebel Elba and nearby mountains are part of the southern Egyptian Red Sea Mountains and the northern Etbai Range. They are primarily granitic in nature. The principal mountains mentioned in this paper are Gebel Elba (1465 m) and Gebel Shallal (1409 m). These mountains are intersected by a series of deeply cut wadis that serve as drainage systems communicating water westwards towards the Nile Valley and eastwards to the Red Sea. East of the mountains are gently sloping plains that meet the Red Sea, and west are the vast, virtually barren sand sheets of the Eastern Desert.

This area is exceptional for Egypt, in that it periodically receives considerable amounts of rain. Schweinfurth (1865) reported continuous rain for 14 days starting in the middle of May. Ball (1912) describes the mountains as often being shrouded in mist and during a stay of 10 days in April and May only 3 days were clear. During the NAMRU-3 1954 expedition (23.II to 14.III) dew fell nightly (Hoogstraal et al., 1957 a). North of the Elba group near Bir Abraq the climate is more typical of the Egyptian Red Sea coast, being hot and dry (Hoogstraal et al., 1957 a).

The region is a transitional zone between the Palearctic and Afrotropical (= Ethiopian Region, see Benson et al., 1979) biogeographical regions. A total of 458 species of plants have been recorded from the area (Kassas & Zahran, 1971), making it the richest in species diversity in Egypt. The phytogeographical affinities are distinctly those of the Afrotropical Region (Schweinfurth, 1868; Fahmy, 1936). See the following works for more information on the geology and geography (Ball, 1912), the plant communities (Kassas & Zahran, 1971), the reptiles and amphibians (Schmidt & Marx, 1957), the mammals (Hoogstraal et al., 1957 b; Osborn & Helmy, 1980) and the human inhabitants (Clark, 1938) of the area.

Annotated list

Struthio camelus camelus. — Tributary of Wadi Hareitra: 1 ♂ (FMNH 279307, HH 8185), 20. II. 1967, wing 460 (approximately), tail 510, tarsus 485 (approximately); 1 unsexed immature (FMNH 279306, HH 8186), 20. II. 1967, tail 31, tarsus 90. Wadi Yoider: 2 fresh whole eggs (FMNH egg collection 3480, HH

8187, 8188), 14. II. 1967, greatest length X greatest breadth 165 X 142, 167 X 143. — According to Cramp & Simmons (1977) and many others the Ostrich was thought to be extinct in Egypt for about 100 years. However, it was recorded in the Western Desert in 1935 (Al-Hussaini, 1959) and is now a breeding resident in the Gebel Elba region. See Goodman et al. (1984) for a review of the Ostrich in Egypt and further descriptions of the above collected material.

Ardea purpurea purpurea. — Gebel Elba: 1 ♂ (GZM A2178), 10. III. 1938. Mersa Halaib: 1 ♂ (GZM A2177), 6. III. 1938. — This species is a common spring migrant in most of Egypt from early March to early May (Meinertzhagen, 1930), and has been recorded along the Red Sea coast of Egypt during this period (Borman, 1929; Marchant, 1941).

Egretta gularis schistacea. — Wadi Jahliyah: 2 ♂ (GZM A2401, A2402), 20. XII. 1938, colour phase dark, white with some black on neck. Coastal plain, 2 mi N of Bir Kansisrob: 1 ♂ (FMNH 222417, HH 4200), 10. III. 1954, wing 309, tail 102, colour phase dark with some white on throat. — This species has been recorded all along the Red Sea coast of Egypt (Cramp & Simmons, 1977); although there are no breeding records for the northern portions.

Neophron percnopterus percnopterus. — Bir Abraq: 1 ♀ (FMNH 222419, HH 4173), 23. II. 1954, wing in molt, tail 236. — An inscription on the data tag reads, "nesting on rock ledge in small, deep valley with spring." Other winter records from the area include those of Cholmley (1897) during early January at Berenice, and Amer et al. (1980) from middle January to early February in the Gebel Elba area.

Gypaetus barbatus meridionalis. — Wadi Akwamtra: 1 ♂ immature (FMNH 312438, HH 8190), 27. II. 1964, wing 735, tail 441. — Tregenza (1951) observed this species on numerous occasions during the summer months in the central Red Sea Mountains and was "reasonably certain" that it bred there. Meinertzhagen (1930) also mentioned several records from the country but knew of no specimen material except some heads collected in the desert between the Nile Valley and the Red Sea coast. The only documentation of this species breeding in Egypt is a clutch of eggs taken from a nest on 2. II. 1860 at Damietta (Jourdain, 1934); however, this locality seems an unlikely place for Lammergeyers to breed. Hitherto, the subspecific identity of Egyptian Lammergeyers was unknown (Meinertzhagen, 1930; Vaurie, 1965). Based on its size this specimen is assigned to *meridionalis* (see comparison below).

a) Wing lengths after Vaurie (1965):
ssp. *meridionalis* (ad.): 720—790 (755, n = 26)
ssp. *barbatus* (ad.): 750—805 (780, n = 6)
ssp. *aureus* (ad.) from Europe eastwards to Iran: 760—845 (805, n = 30)
ssp. *aureus* (ad.) from Asia: 750—915 (845, n = 44)

b) Wing and tail lengths of specimens measured by the author (in the same manner as Vaurie, 1965):
ssp. *meridionalis* (ad.): 725—740 (733, n = 2); 425—445 (435, n = 2)
ssp. *meridionalis* (imm. ♂): 745; 440
ssp. *barbatus* (ad.): 790—830 (811, n = 7); 470—525 (495, n = 7)
ssp. *barbatus* (imm. ♂): 810; 510
Wadi Akwamtra specimen (imm. ♂): 735; 440

Aegypius tracheliotus. — Wadi Shallal: 1 ♂ (GZM A2468), 30. XII. 1938. Wadi Yoider: 1 ♀ (FMNH 299495, HH 8189), 14. II. 1967, wing 770, tail 336 (worn). — This species is a local breeding resident in the Gebel Elba region (Bruun et al., 1981).

Falco naumanni. — Coastal plain, 2 mi N of Bir Kansisrob: 1 ♀ (FMNH 222420, HH 4202), 11. III. 1954, wing 245, tail 145. — This specimen appears to be the first record of this species from the Gebel Elba region. Although large spring migrational movements have been noted across the Red Sea (Meinertzhagen, 1949) and along the Nile Valley (Meinertzhagen, 1930).

Falco tinnunculus tinnunculus. — Coastal plain, 2 mi N of Bir Kansisrob: 1 ♂ (FMNH 222422, HH 4238), 11. III. 1954, wing 235, tail 134. Bir Kansisrob, ±500 ft alt: 1 ♀ (FMNH 222421, HH 4239), 11. III. 1954, wing 265, tail 155. — This species is a regular spring migrant along the Red Sea coast of Egypt (Borman, 1929; Marchant, 1941). It has been previously collected on 30. III. 1928 at Gebel Elba (Meinertzhagen, 1930).

Vaurie (1965) gave the wing measurement of male *F. t. rupicolaeformis* as 223—247 (mean = 235, n = 17) and female as 230—250 (mean = 240.8, n = 21), and Cramp & Simmons (1980) for male *F. t. tinnunculus* as 233—258 (mean = 246, n = 37) and female as 229—272 (mean = 256, n = 45). The wing measurement of the male specimen falls within the overlap of these two subspecies. Vaurie (1965) described the back colour of male *rupicolaeformis* as being "more vinaceous, less bright pink than in male nominate *tinnunculus*." The male specimen was compared to a series of *tinnunculus* and *rupicolaeformis* in similar plumage, and based on the plumage characters described by Vaurie the specimen is assigned to the nominate subspecies.

Female *tinnunculus* are also less richly coloured than female *rupicolaeformis* (Vaurie, 1965). A comparison of the second specimen to a series of females of both subspecies taken during the spring, in combination with the wing measurement, clearly indicates that this specimen is also referable to nominate *tinnunculus.*

Several authors, including Meinertzhagen (1954), have questioned the validity of *rupicolaeformis.* After examining a total of 60 specimens from Egypt including both forms, I concur with Vaurie (1965) that they are indeed distinct subspecies. Some confusion may have arisen for earlier workers in distinguishing between these subspecies because individuals of migratory *tinnunculus* have been collected in Egypt in the late spring when theoretically only the breeding *rupicolaeformis* should be present.

Ammoperdix heyi cholmleyi. — Gebel Elba: 1 ♂, 1 ♀ (GZM A2211, A2212), 8. III. 1938, wing 128 (♂), tail 65 (♂). Wadi Sukkari: 1 ♂ (GZM A2395), 19. XII. 1938, wing 123, tail 63. Gebel Kansathrope: 1 ♀ (GZM 2467), 28. XII. 1938, wing 124, tail 62. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂, 1 ♀ (FMNH CC 18927, HH 4187; FMNH CC 18925, HH 4196), 3. III. 1954, 8. III. 1954, wing 129, 127, tail 52, 54. Wadi Hodein: 1 ♀ (AMNH 776764, formerly FMNH CC 18924, HH 4179), 24. II. 1954, wing 129, tail 59. — This species is a breeding resident in the area (Vaurie, 1965). All of the male specimens examined lack the white frontal band and loral spot which characterizes *A. h. heyi* and *A. h. intermedia* of the Arabian Peninsula. Further, all but one of the males examined are darker than these two forms. The exception is the male from Wadi Sukkari which has a distinctly lighter head and upperparts and less finely vermiculated rump. It closely resembles in plumage colouration specimens of *A. h. nicolli* taken near Wadi Hof (type locality of *nicolli*). All the females are more heavily and darkly barred than a series of female *nicolli* from Wadi Hof; but the differences between the females of these two races are subtle.

Meinertzhagen (1930) defined the range of *nicolli* as the region along the Cairo—Suez road south to approximately 27° N. and *cholmleyi* as south of 26° N. between the Nile Valley and the Red Sea to at least Suakin, Sudan. However, the presence of the "*nicolli*-like" male specimen mentioned above from Wadi Sukkari (25°03' N.), indicates that some birds from southeastern Egypt are intermediate between these two subspecies and that they intergrade further south or along a broader zone.

Coturnix coturnix coturnix. — Wadi Kansisrob: 1 ♀ (FMNH CC 18929, HH 4197), 8. III. 1954, wing 110, tail 32. — The specimen label has the following note, "common singly or in pairs among rocks, shrubs, or grasses in wadi on ground." This species is not an uncommon migrant along the Red Sea coast. Marchant (1941) found them on spring migration between 3. III to 8. IV at Hurghada, and Moreau (1927—28) described them as abundant on spring migration at Port Sudan, Sudan. Madden (1930) found it in February northwest of Mersa Halaib. There is no evidence that they breed in the Gebel Elba area.

Arenaria interpres interpres. — Mersa Halaib, seashore: 1 ♂ immature (FMNH 222442, HH 4198), 8. III. 1954, wing 143, tail 52. — This species has been recorded both as a migrant and winter visitor along the Red Sea coast (Cholmley, 1897; Borman, 1929; Marchant, 1941). The specimen is in immature plumage, having retained a few juvenile inner median coverts (Prater et al., 1977); but the primaries are not heavily worn.

Burhinus oedicnemus oedicnemus. — Gebel Elba: 2 ♂ (GZM A2192, A2193), 25. II. 1938, wing 245, 251, tail 117, 116. Coastal plain, 2 mi N of Bir Kansisrob: 1 ♀ (FMNH CC 18935, HH 4199), 10. III. 1954, wing 243, tail 110. — According to Vaurie (1965) nominate *oedicnemus* winters chiefly in "eastern Africa from Egypt and Sudan south . . ." Cholmley (1897) collected three Common Thick-knees on 18. II. 1896 north of Mersa Halaib, and on spring passage it has been recorded at Hurghada from 22. III to 10. IV (Marchant, 1941).

Pterocles lichtensteinii lichtensteinii. — Wadi Kansathrope: 3 ♂, 2 ♀ (GZM A2458—A2462), 27. XII. 1938, wing 186, 184, 184, 175, 171, tail 66, 64, 67, 62, 61. Wadi Hodein: 2 ♂ (FMNH CC 18933, HH 7174; FMNH CC 18934, HH 4175), 23. II. 1964, wing 178, 186, tail 63, 60. — This species is a breeding resident in the Gebel Elba area (Meinertzhagen, 1930). The two Hoogstraal specimens were taken, "from flock of eight walking among rocks on hillside above valley with widely scattered acacia trees."

Pterocles coronatus coronatus. — Wadi Kansathrope: 1 ♂ (GZM A2469), 30. XII. 1938, wing 197, tail 71. Mersa Halaib: 2 ♀ (GZM A2018, A2019), 22. XII. 1938, wing 196, 197, tail 69, 66. Wadi Umm Taghir, 35 kms W of Safaga: 1 ♂ (FMNH CC 25103, HH 8213), 16. V. 1968, wing 196, tail 72 (worn). — As reported by Goodman & Watson (1983) these are the first records of this species from the Egyptian Eastern Desert. In Egypt it was previously known only from the Nile Delta, Wadi el Natroun and other areas west of the Nile Valley (Vaurie, 1965). It is possible that this species may breed in the Gebel Elba region.

Streptopelia roseogrisea arabica. — Gebel Elba: 2 ♂ (GZM A2187, A2186), 25. II. 1938, 26. II. 1938. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 unsexed (FMNH CC 18936, HH 4188), 3. III. 1954, wing 160, tail 99. — El Negumi et al. (1950) considered this species a resident at Gebel Elba. It was previously collected at Gebel Shallal on 29. I. 1896 (Cholmley, 1897) and at Gebel Elba on 9. IV. 1928 (BMNH 1965 M. 4704) (Meinertzhagen, 1930).

Streptopelia senegalensis senegalensis. — Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂ immature (FMNH CC 18937, HH 4193), 7. III. 1954, wing 134, tail 104. — According to the breeding distribution given by Vaurie (1965), this subspecies may be a breeding resident in the Gebel Elba region. The bird had started to molt into adult plumage, having obtained a few breast-band feathers but still retaining white-edged wing-coverts and breast-feathers. Vaurie (1965) gave the wing measurements of male *S. s. aegyptiacus* as 138—148 (mean = 143.3, n = 10) and male nominate *senegalensis* as 132—146 (mean = 138.3, n = 20). Since the specimen is predominantly in immature plumage and somewhat ill-prepared, it is impossible to use plumage characters to determine the subspecies, and its assignment to *senegalensis* is based on wing measurement.

Oena capensis capensis. — Gebel Elba: 1 ♂, 1 ♀ (GZM A2190, uncatalogued), 4. III. 1938. Wadi Akwamtra: 1 [♂] (sexed by plumage) (FMNH CC 25104, HH 8183), 16. II. 1967, wing 118, tail 122 (formalin injected mummy). — This species may be a resident in the Gebel Elba area, but breeding has yet to be documented. The only other locality in Egypt at which it has been recorded is near Kom Ombo, where two females were collected on 27. II. 1971 (Goodman & Watson, 1983).

Bubo bubo ascalaphus. — Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂ (FMNH 222427, HH 4194), 8. III. 1954, wing 321, tail 185. — According to the distribution given by Vaurie (1965), this subspecies is most likely a breeding resident in the Gebel Elba region. The specimen is extremely pale in plumage colouration, having a white throat, white breast with light-brown barring and tawny upperparts with some black edging and conspicuous white spotting. The legs and toes are not heavily feathered. This specimen fits the description of *Bubo (bubo) ascalaphus desertorum* (Mackworth-Praed & Grant, 1957); but Vaurie (1960b) has shown that *ascalaphus* is best considered conspecific with *bubo* and that *desertorum* is synonomous with *ascalaphus.* The breast-feather pattern of this specimen is different from that illustrated for *ascalaphus* by Vaurie (1960b, fig. 1) in being truly barred and not having dark pigment along the length of the midshaft.

Asio flammeus flammeus. — Coastal plain, 2 mi N of Bir Kansisrob: 1 ♀ (FMNH 222429, HH 4189), 6. III. 1954, wing 309, tail 133. — This species is a winter visitor to Egypt and is occasionally found on the Red Sea coast (Al-Hussaini, 1939; Marchant, 1941).

Athene noctua glaux. — Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂ (FMNH 222428, HH 4195), 8. III. 1954, wing 150, tail 65. — According to Vaurie (1960c), this form is most likely a breeding resident in the Gebel Elba region. The upperparts of the specimen are pale chocolate-brown and distinctly darker than those of a series of *A. n. saharae* collected along the Mediterranean coast of Egypt, west of Alexandria. *A. n. spilogaster,* which inhabits the Red Sea coast north of Port Sudan south to northern Eritrea, is distinctly lighter in colour than *glaux,* approaching *saharae,* and smaller (Vaurie, 1960c). The wing measures 146—147 (n = ?, sex = ?) in *spilogaster* (Mackworth-Praed & Grant, 1957), compared to 149—166 (mean = 156.8, n = 30) in male *glaux* (Vaurie, 1965).

Caprimulgus aegyptius aegyptius. — Gebel Elba: 1 ♀ (GZM A2170), 23. II. 1938. — The range and status of this subspecies in Egypt are not particularly clear. Vaurie (1960a) stated that this form breeds in the Nile Delta south to Abu Zabal near Cairo and winters in the northern Sudan. Cholmley (1897) found this species in I. 1896 near Mersa Halaib and collected a male. It is impossible to say if this specimen was wintering in the Gebel Elba region, or a migrant returning to the breeding grounds. Mackworth-Praed & Grant (1957) proposed that this species ”may be found breeding in the extreme north of our area” [= northern Sudan and perhaps southern Egypt], but until further evidence is available it is best considered a winter visitor to the Gebel Elba region.

Eremopterix nigriceps melanauchen. — Gebel Elba: 2 ♂ (GZM A2080, A2081), 27. II. 1938. Wadi Sid Abgouab: 1 ♂ (GZM A2455), 27. XII. 1938. Eastern Desert: 2 ♂ (GZM A2429, A2456), 23. XII. 1938, 27. XII. 1938. — This species' range and movements in Egypt are poorly known. Cholmley (1897) collected two males at Berenice on 6. I. 1896; Nicoll (1919) obtained a male at Wadi el Natroun on 10. IX. 1911 (GZM 4457) and observed three more birds at the same locality during the winter of 1912—1913; Moreau (1934) reported it from the desert between Dakhla Oasis and Gebel Uweinat at 23°50' N, 27°40' E; and Meinertzhagen (1954) considered it a straggler to western Egypt. Vaurie (1959) gave the range of this subspecies as, ”Wadi Natrun in western Egypt, Red Sea Province of the Sudan south . . .” As suggested by El Negumi et al. (1950), it is possible that this species may breed in the general Gebel Elba area, considering the number of specimens taken there during the appropriate season and its close proximity to the Red Sea Province of the Sudan. El Negumi (1949) reported taking four females at ”W.[adi] Sydangaep” [probably = Wadi Sid Abgouab] between XII. 1938 and I. 1939, but I have only examined one specimen from this precise locality.

Ammomanes deserti isabellinus. — Bir Abraq: 1 ♂, 1 ♀ immature (FMNH 222464, HH 4182; FMNH 222465, HH 4183), 26. II. 1954, wing 101, 94, tail 63, 61. — Both specimens are pale reddish-sandy, and appear to be typical of *isabellinus.* I have not been able to compare them to specimens of *A. d. borosi* which was described from a single female specimen taken at Bir Abbad in the Eastern Desert. Horváth's (1958) plumage description of the *borosi* type specimen indicated that it was a grey-backed form and apparently distinct from *isabellinus.* Meinertzhagen (1930) described the range of *isabellinus* in Egypt as the Dakhla Oasis, the area around Cairo and along the Cairo—Suez road. Vaurie (1959) recognized it from these areas, plus the Nile Valley from Cairo to Qena and along the Red Sea coast at Quseir. These specimens extend its range further south along the Red Sea coast. Marchant (1941) found it near Hurghada in early February and ”evidently about to breed.”

Calandrella cinerea hermonensis. — Wadi Shaab: 2 ♂ (GZM A2082, A2083), 23. II. 1938. — According to Vaurie (1959), this subspecies breeds in Syria and Palestine and winters in the Red Sea districts of the Sudan south to Somaliland. Perhaps some birds undershoot their target while crossing the Red Sea from the Arabian Peninsula to the wintering grounds, or some migrate from the Middle East through the Sinai Peninsula, south along the eastern coast of Egypt and into the wintering grounds. Until ringing recoveries are available these routes are speculative. Either way this subspecies may at least on occasion winter along the Red Sea coast of southeastern Egypt and/or pass through it on migration.

Lanius excubitor aucheri. — Gebel Elba: 1 ♂, 1 ♀ (GZM uncatalogued, A2094), 25. I. 1938, 26. I. 1938. Wadi Shallal: 1 unsexed (GZM A2463), 27. XII. 1938. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂ (FMNH 222431, HH 4192), 7. III. 1954, wing 107, tail 93; 1 unsexed immature (FMNH 222433, HH 4201), 10. III. 1954, wing 103, tail 99 (subspecies of this specimen indeterminable). — All of the above specimens (excluding the immature) have white at the base of the secondaries, a black frontal band at the base of the bill and a white underside washed with grey. They are therefore referable to the subspecies *aucheri* (Vaurie, 1959). The only exception is the bird from Wadi Shallal in which the frontal band is narrow and indistinct, tending towards *L. e. elegans.*

Vaurie (1959) gave the range of *aucheri* as the "West coast of the Red Sea from Port Sudan (where specimens are intermediate between this race and *elegans*) southward . . ." Horváth (1959) collected two specimens at Bir Abbad on 29. X. 1957 and assigned them to *aucheri.* The specimens listed above indicate that the range of *aucheri* may actually extend further north into southeastern Egypt. Further, a male specimen (BMNH 1929.1.3.7) referable to *elegans*, collected on 7. IV. 1928 at Gebel Elba, in combination with the intermediate *aucheri* X *elegans* specimen mentioned above, would seem to indicate that the zone of intergradation between these two subspecies extends north of Port Sudan, at least to the Gebel Elba area.

Tchagra cruenta cruenta. — Gebel Elba: 1 ♂ (GZM A2098), 4. III. 1938. Wadi Kansathrope: 2 ♀ (GZM A2751, A2752), 26. XII. 1938. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♀ (FMNH 222436, HH 4191), 7. III. 1954, wing 96, tail 114. — According to Meinertzhagen (1930) and El Negumi et al. (1950) this species is a breeding resident at Gebel Elba. Few measurements have been published of Rosy-patched Shrikes collected at Gebel Elba (Meinertzhagen, 1930). Including the material in the BMNH collected by Schrader for Meinertzhagen, 11 aged and sexed specimens have been examined and measured from the Gebel Elba region: wing — female immature 92 (n = 1), male immature 95—97 (mean = 96.0, n = 3), female adult 96—97 (mean = 96.3, n = 3), male adult 96—97 (mean = 96.7, n = 4); tail — female immature 101 (n = 1), male immature 104—115 (mean = 114.2, n = 3), female adult 109—114 (mean = 111.6, n = 3), male adult 101—110 (mean = 107.5, n = 4).

Corvus ruficollis ruficollis. — Bir Abraq: 1 ♂ (FMNH 222467, HH 4176), 24. II. 1954, wing 393, tail 185. — This species has been described as common throughout the Eastern Desert in the winter (Tregenza, 1951). It has been recorded at Berenice in early January (Cholmley, 1897), and recently on several occasions in the general Gebel Elba region between January and early February

(Amer et al., 1980). The Brown-necked Raven may be a breeding resident in the area for the specimen's gonads were noted as enlarged. The specimen's label reads, "from flock of four in Acacia tree in desert valley."

Hypocolius ampelinus. — Wadi Shallal: 1 ♀ (GZM A2424), 22. XII. 1938, wing 100, tail 101. — As previously stated by El Negumi (1949) this specimen appears to be the first of this species taken in Egypt. Mackworth-Praed & Grant (1957) reported another individual taken in 1943 at Gebel Elba. *Hypocolius* have been reported on several occasions along the Red Sea coast south of Egypt, but there is no evidence that it breeds on the African continent (Meinertzhagen, 1954). These birds are most likely migrants from the Middle East.

Pycnonotus barbatus arsinoe. — Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 unsexed (FMNH 222459, HH 4203), 11. III. 1954, wing 85, tail 71. — Meinertzhagen (1930) described this subspecies as "abundant on the coast near Gebel Elba" where it is likely a breeding resident. A note on the data tag reads, "caught in bat net over well."

Oenanthe deserti deserti. — Wadi Naam: 1 ♂, 1 unsexed (FMNH 222448, HH 4184; FMNH 222449, HH 4185), 26. II. 1954, 27. II. 1954, wing 94, 91, tail 59, 64. — Vaurie (1959) listed this subspecies as a resident throughout much of Egypt. Desert Wheatears have been recorded near Berenice and Mersa Halaib in January (Cholmley, 1897) and at Hurghada on 23. II. (Jourdain & Lynes, 1936) and at the end of January (Marchant, 1941). Both Hoogstraal specimens were collected while "feeding around base of small shrubs on hillocks of sand." This species is most likely a breeding resident in the Gebel Elba area, but this needs further documentation.

Oenanthe leucopyga leucopyga. — Bir Abraq: 1 ♂, 1 ♀ immature (FMNH 222466, HH 4180; FMNH 222447, HH 4181), 25. II. 1954, wing 104, 99, tail 56, 60. — Schrader obtained a female (BMNH 1965 M.12250) on 17. III. 1928 and a male (BMNH 1965 M.12251) on 8. IV. 1928 at Gebel Elba that Meinertzhagen (1930) identified as *O. l. ernesti.* After examining these two birds I am of the opinion they are closer to specimens of the nominate race as are the Bir Abraq specimens.

This species may breed in the area, for a note on the male specimen's data tag states that it had "enlarged testes." The female specimen lacks the white crown.

Turdoides fulvus acaciae. — Gebel Elba: 4 ♀ (GZM A2420, A1073—A1075), 22. XII. 1938, 26. XII. 1938 (2), 25. II. 1939. Wadi Darawena, ± 500 ft alt: 1 unsexed (FMNH 222461, HH 4204), 11. III. 1954, wing 95, tail 126. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 unsexed (FMNH 222462, HH 4240), 11. III. 1954, wing 97, tail 124. — Meinertzhagen (1930) described this subspecies as a common breeding resident at Gebel Elba. An inscription on the data tag of the Wadi Darawena specimen reads, "caught in foxtrap in parkland."

Nectarinia habessinica habessinica. — Gebel Elba: 3 ♂ (GZM A2092, A2089, A2444), 26. II. 1938, 28. II. 1938, 25. XII. 1938, wing 67, 69, 71, tail 42, 39, 42. Bir Kansisrob, ± 500 ft alt: 1 ♂, 1 ♀ [= ♂ by plumage] (FMNH 222865, HH 4186; FMNH 222466, HH 4190), 3. III. 1954, 7. III. 1954, wing 64, 64, tail 42, 42. Wadi Yoider: 1 [♂] (sexed by plumage) (FMNH 107786, HH 8184), 16. II. 1964, wing 65, tail 42 (pickled). — El Negumi (1949) reported taking one male and two females at "W.[adi] Cansathrope" [= Wadi Kansathrope] between XII. 1938 and I. 1939 and finding a nest with two six-day old nestlings in an *"Acasia Orientalis."* Cholmley (1897) observed this species during January at Gebel Shallal. Eight specimens from the area (including two of Meinertzhagen's in the BMNH) have been examined and measured. All are referable to nominate *habessinica* (see also Williams, 1955) rather than *N. h. hellmayri* as previously identified by Meinertzhagen (1930) and El Negumi (1949).

Passer luteus. — Wadi Akwamtra: 2 [♂] (sexed by plumage) (FMNH 107784, HH 8181; FMNH 107785, HH 8182), 16. II. 1964, wing 65, 65, tail 49, 49 (both pickled). — As reported by Goodman & Watson (1983) these are the first records of this species from Egypt. The bird is generally found in portions of the Sudan, west through Libya to west Africa (Simon, 1965) along desert edges, in grassy scrub, bushes and acacias (Vaurie, 1959). It is plausible that this species' Sudanese breeding range could extend further north into southeastern Egypt.

Lonchura malabarica cantans. — Wadi Rabdate: 1 ♂, 1 ♀ (GZM A2074, A2075), 6. III. 1938. Gebel Shallal: 4 ♂ (GZM A2474—A2477), 1. I. 1939. — This series of specimens represents the first records of this species in Egypt other than a single bird caught on 24. VIII. 1911 at Giza, that was likely an escaped cage bird (Nicoll, 1912). El Negumi (1949) previously reported the four males from Wadi Shallal, but did not mention those from Wadi Rabdate. When these birds were examined at the GZM no comparative material of *L. m. cantans* or *L. m. orientalis* was available. My notes taken at the time on the back colour of these specimens, indicate they are probably referable to *cantans*, but this is tentative. In east Africa *cantans* inhabits portions of western and southern Sudan, intergrading with *orientalis* along the Red Sea coast of Sudan and Eritrea (Mayr et al., 1968). Thus it is possible that either form could be found in southeastern Egypt.

Emberiza caesia. — Gebel Elba: 3 ♂, 1 ♀ (GZM A2069, A2070, uncatalogued, A2071), 25. II. 1938 (first two ♂), 7. III. 1938, 4. III. 1938. — This species generally winters along the Red Sea coast of the Sudan and Eritrea north of 14° N., east of the Nile in the Sudan (Moreau, 1972), and occasionally in Egypt (Vaurie, 1959). According to Meinertzhagen (1930) this species is abundant in

Egypt on migration between 12. III. and 9. IV. It has been recorded in February on the northern slopes of Gebel Elba (Madden, 1930) and may be a regular winter visitor to the area.

Emberiza striolata striolata. — Gebel Shallal: 1 ♀ (GZM A2473), 1. I. 1939. Gebel Abraq: 1 ♂ (GZM A2073), 22. II. 1938. — These specimens appear to be the first of the nominate form to be collected in Egypt (excluding the Sinai). *E. s. striolata* inhabits the Sudan north of 14° N. (Vaurie, 1959). It is possible that this form may breed at least on occasion in southeastern Egypt.

The zoogeographic affinities of the Gebel Elba avifauna

Of the 37 forms reported from these two collections, 26 are known or suspected breeding residents in the region about Gebel Elba (Tab. 1). Although the descriptive approach to zoogeography (sensu Darlington, 1957) has been criticized in recent years, it serves a useful function here in postulating the historical and geographical origin of these species. The basic assumption is that animals which have an extensive distribution within a geographical region and show more pronounced variation than in another region in which they occur, most likely have been in the former area longer and may have originated there. The number of subspecies in an area is used as an approximation of geographical differentiation. Thus by compiling and comparing the extralimital distribution and concentration of these 26 species for large geographical areas, some generalizations can be made as to their zoogeographical affinities (Tab. 1). It must be emphasized that the conclusions given below should not be construed as statements pinpointing the geographic origin of a particular form, but rather only as an exercise to help postulate from which general areas the Gebel Elba region birds may have arisen and/or dispersed.

Of the 26 species listed, only 3 can be thought of as truly Palearctic forms that have invaded North Africa: *Bubo bubo*, *Athene noctua* and *Lanius excubitor.* None of these species deeply penetrates sub-Saharan Africa, although *Athene noctua* occurs in east Africa south of 5° N. (Snow, 1978). It is interesting to note that all three species have extensive Middle Eastern and Asian distributions which perhaps attests to their dispersal and adaptive ability. Further, the breeding Gebel Elba region avifauna differs markedly from that of northern or nilotic Egypt, which has a preponderance of breeding Palearctic forms (Moreau, 1966).

The forms that can be thought of as sub-Saharan (of the Afrotropical region) and that have invaded North Africa include (those marked with an asterisk [*] have invaded the Middle East and those with a plus [+] have moved into portions of southern Asia): *Struthio camelus**, *Aegypius tracheliotus**, *Streptopelia roseogrisea**+, *S. senegalensis**+ (allocated to this region by Moreau, 1966), *Oena*

Table 1. The extralimital distribution of birds known or suspected of breeding near Gebel Elba.[1]

species (subspecies)	sub-Sahara[2]	North Africa	Middle East	Europe	Asia
Struthio c. (camelus)	(+3)	X[3]	(*1)		
Egretta gularis (schistacea)	(*1)	(+1)	X		X
Neophron p. (percnopterus)	X	X	X	X	(+1)
Gypaetus barbatus (meridionalis)	X	(+1)	(+1)	(*1)	(*1)
Aegypius tracheliotus[4]	X	X	X		
Ammoperdix heyi (cholmleyi)		(+1)	(*2)		
Pterocles l. (lichtensteinii)	(+1)	(+1)	(+1)		X
Pterocles c. (coronatus)		X	(*3)		(*2)
Streptopelia roseogrisea (arabica)	(+1)	(+1)	X		
Streptopelia s. (senegalensis)	X	(+2)	(+1)		(*2)
Oena c. (capensis)	X	X	X		
Bubo bubo (ascalaphus)	X[5]	(+1)	(+2)	(*13)	(*6)
Athene noctua (glaux)	(*2)	(+1)	(*2)	(*4)	(*3)
Eremopterix nigriceps (melanauchen)	(+1)[5]	(+1)	X		X
Ammomanes deserti (isabellina)	(*2)	(+8)	(+8)	(*1)	(*2)
Lanius excubitor (aucheri)	(+2)[5]	(+3)	(+2)	(*9)	(*3)
Tchagra c. (cruenta)	(+2)	X			
Corvus r. (ruficollis)	(*1)	X	X		X
Pycnonotus b. (arsinoe)[6]	(+14)	(+1)	(*1)		
Oenanthe d. (deserti)		(+1)	X		(*2)
Oenanthe l. (leucopyga)	X[5]	X	(*1)		
Turdoides fulvus (acaciae)	X[5]	(+3)			
Nectarinia h. (habessinica)	(+2)	X	(*2)		
Passer luteus	X[5]	X			
Lonchura malabarica (cantans?)[7]	(+1)	X	(*2)		(*1)
Emberiza s. (striolata)	(+2)	(+1)	X		X

Symbols: (*) = This subspecies does not breed in this area but at least one other does; followed by the number of subspecies fitting this category.
(+) = This subspecies and at least one other breeds in the area; followed by number of subspecies fitting this category excluding the one listed.
(X) = Only this subspecies breeds in this area.

1) Includes only the breeding ranges and excludes endemic insular forms.
2) Defined as Africa south of 15° N.
3) *S. c. spatzi* as synonym of *S. c. camelus*.
4) Bruun et al. (1981) consider this species polytypic and have described a new subspecies from the Negev Desert.
5) This species' southern limit is at 10°—15°N. and is not considered a truly sub-Saharan form.
6) With *P. xanthopygos* conspecific with *P. barbatus*.
7) Designations based on the specimens being referable to *cantans* and *L. malabarica* and *L. cantans* being conspecific.

*capensis**, *Tchagra cruenta* and *Pycnonotus barbatus**. The multi-regional distribution of these forms may be indicative of their effective dispersal ability. *Nectarinia habessinica* should most likely be included in this group, for it appears to be a sub-Saharan form or part of a radiation that established itself in east Africa and later invaded the Arabian Peninsula. Of these eight Afrotropical birds, six are found breeding in Egypt only in the Gebel Elba region.

The following species can be thought of as typical Saharan Desert birds (see Moreau, 1966), (those marked with an asterisk [*] also occur in the Middle East): *Ammoperdix heyi**, *Pterocles coronatus**, *Eremopterix nigriceps**, *Ammomanes deserti**, *Corvus ruficollis**, *Oenanthe deserti**, *O. leucopyga**, *Turdoides fulvus* and *Passer luteus*. Of these *Pterocles coronatus*, *Eremopterix nigriceps*, *Ammomanes deserti*, *Corvus ruficollis* and *Oenanthe deserti* have also spread to portions of southern Asia.

Six species, which occur in eastern Africa, the Middle East and east to southern Asia, are difficult to associate with any one region based on their present distribution. These include: *Egretta gularis*, *Gypaetus barbatus*, *Neophron percnopterus*, *Pterocles lichtensteinii*, *Lonchura malabarica* and *Emberiza striolata*; though this last species is most likely of sub-Saharan origin and which later spread into the Middle East and southern Asia.

Acknowledgements

I would like to thank the following individuals for allowing access to or checking specimen material in their care: Dr. Lester L. Short and Mrs. Mary LeCroy (AMNH); Mr. Ian C. J. Galbraith (BMNH); Drs. John W. Fitzpatrick, David Willard and Ms. Diane Maurer (FMNH); Drs. Mohamed Amer, Mervat Marcos and Mohamed Abdel Rahim (GZM); Dr. Robert W. Storer (University of Michigan Museum of Zoology); and Dr. George E. Watson (United States National Museum). Dr. R. D. Etchécopar provided most useful information. My work at the BMNH and GZM was partially financed by a grant from the Frank M. Chapman Fund. Mr. Sudhir Vyas and Dr. Rafaat el Gewely were of invaluable assistance in translating arabic works. Drs. Harry Hoogstraal, Robert B. Payne and Robert W. Storer and Messrs. Joseph J. Hobbs, Peter L. Meininger and Wim C. Mullié provided useful comments on an earlier draft.

Summary

Two collections of birds from southeastern Egypt are reported. Those of the Hoogstraal collection are composed of 44 individuals of 29 species and those from the El Negumi collection of 56 individuals of 20 species. In total 100 individuals of 37 species are included. Of these 37 species, 26 are known or presumed breeding residents in the area, of which 7—8 species (27—31 %) can be associated with the Afrotropical Region, 3 species (12 %) to the Palearctic Region, 9 species (35 %) as local Saharan birds and 6 species (23 %) cannot be associated with any particular zoogeographical region.

Zusammenfassung

Über zwei Vogelausbeuten aus Südostägypten wird berichtet: die Ausbeute Hoogstraal enthält 29 Arten mit 44 Exemplaren, die Ausbeute El Negumi 20 Arten mit 56 Stücken. Im ganzen sind 37 Arten vertreten, von denen vermutlich 26 im Gebiet brüten. Unter diesen können 7—8 Arten (27—31 %) der afrotropischen Fauna, 3 (12 %) der paläarktischen Tierwelt und 9 (35 %) der engeren Fauna der Sahara zugerechnet werden, während sich 6 Arten (23 %) keiner bestimmten tiergeographischen Region zuordnen lassen.

References

Al-Hussaini, A.H. (1939): Further notes on the birds of Ghardaga (Hurghada), Red Sea. — Ibis (14) 3: 343—347.

— (1959): The avifauna of Al-Wadi Al-Gadid in the Libyan Desert. — Bull. zool. Soc. Egypt 14: 1—14.

Amer, M., L. Boulos, A.M.A. Fadeel & A.K. Nagati (1980): Report on the wild life and endangered species of Elba Mountain, from 18/1/1979 to 7/2/1979. — Egypt. J. Wildl. nat. Resources 3: 161—172.

Ball, J. (1912): The geography and geology of south-eastern Egypt. — Government Press, Cairo.

Benson, C.W., P.A. Clancey, C.H. Fry, K. Newman, A. Prigogine & D.W. Snow (1979): Afrotropical Region: a substitute name for Sclater's Ethiopian Region. — Ibis 121: 518.

Borman, F.W. (1929): An ornithological trip in the Gulf of Suez and Red Sea. — Ibis (12) 5: 639—650.

Bruun, B., H. Mendelssohn & J. Bull (1981): A new subspecies of Lappet-faced Vulture *Torgos tracheliotus* from the Negev Desert, Israel. — Bull. Brit. Ornith. Cl. 101: 244—247.

Cholmley, A.J. (1897): Notes on the birds of the western coast of the Red Sea. — Ibis (7) 3: 196—209.

Clark, W.T. (1938): Manners, customs, and beliefs of the northern Bega. — Sudan Notes and Records 21: 1—29.

Cramp, S., & K.E.L. Simmons (eds.) (1977—1980): The birds of the western Palearctic. Vol. 1 & 2. — Oxford University Press, Oxford.

Darlington, P.L., Jr. (1957): Zoogeography: the geographical distribution of animals. — Wiley, New York.

El Negumi, A. (1949): List of desert animals seen or collected during the periods shown. — Bull. zool. Soc. Egypt 8: 20—21.

—, H.F. Zain el Din, M.A. El Monery & M.K. Fayed (1950): Birds of Egypt. 2nd edition. — Daar el Fikr el Arabi, Cairo (in Arabic).

Fahmy, I.R. (1936): Report on Gebel Elba. — Egyptian University, Cairo.

Greaves, R.H. (1939): Notes from Egypt. — Ool. Rec. 19: 49—51.

Goodman, S.M., P.F. Houlihan & I. Helmy (1984): Recent records of the Ostrich *Struthio camelus* in Egypt. — Bull. Brit. Ornith. Cl. 104: 39—44.

— & G.E. Watson (1983): Bird specimen records of some uncommon or previously unrecorded forms in Egypt. — Bull. Brit. Ornith. Cl. 103: 101—106.

Hall, B.P., & R.E. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — British Museum (Natural History), London.

Hoogstraal, H., K. Wassif & M.N. Kaiser (1957a): Results of the NAMRU-3 southeastern Egypt expedition, 1954. 1. Introduction, itinerary, and environmental conditions. — Bull. zool. Soc. Egypt 13: 1—15.

—, — & — (1975b): Results of the NAMRU-3 southeastern Egypt expedition, 1954. 6. Observations on non-domesticated mammals and their ectoparasites. — Bull. zool. Soc. Egypt 13: 52—75.
Horváth, L. (1958): A new race of the Desert Lark from Egypt. — Bull. Brit. Ornith. Cl. 78: 124—125.
— (1959): The results of the zoological collecting trip to Egypt in 1957, of the Natural History Museum, Budapest. — Ann. hist.-nat. Mus. nat. Hung. 51: 451—481.
Jourdain, F.C.R. (1934): The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) in Egypt. — Ool. Rec. 14: 73.
— & H. Lynes (1936): Notes on Egyptian birds, 1935. — Ibis (13) 6: 39—47.
Kassas, M., & M.A. Zahran (1971): Plant life on the coastal mountains of the Red Sea, Egypt. — J. Ind. bot. Soc. 50A: 571—589.
Mackworth-Praed, C.W., & C.H.B. Grant (1957): Birds of eastern and north eastern Africa. 2nd edition. 2 Vols. — Longman, Green & Co., London.
Madden, J.F. (1930): Bird migration in the Red Sea Province. — Sudan Notes and Records 13: 123—135.
Marchant, S. (1941): Notes on the birds of the Gulf of Suez. — Ibis (14) 5: 265—295, 378—396.
Mayr, E., R.A. Paynter, Jr., & M.A. Traylor (1968): Estrildidae. — In: Paynter, R.A., Jr. (ed.): Check-list of birds of the world, Vol. XIV, 306—390. — Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts.
Meinertzhagen, R. (1930): Nicoll's birds of Egypt. 2 Vols. — Rees, London.
— (1949): Notes on Saudi Arabian birds. — Ibis 91: 465—482.
— (1954): Birds of Arabia. — Oliver & Boyd, Edinburgh.
Moreau, R.E. (1927—1928): Quail. — Bull. zool. Soc. Egypt 1: 6—13.
— (1934): A contribution to the ornithology of the Libyan Desert. — Ibis (13) 4: 595—632.
— (1966): The bird faunas of Africa and its islands. — Academic Press, New York.
— (1972): The Palaearctic—African bird migration systems. — Academic Press, London.
Nicoll, M.J. (1912): Wild birds of the Giza Gardens. 1898—1911. — Government Press, Cairo.
— (1919): Handlist of the birds of Egypt. — Government Press, Cairo.
Osborn, D.J., & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). — Fieldiana: Zool., n. Ser., No. 5.
Prater, A.J., J.H. Marchant & J. Vuorinen (1977): Guide to the identification and ageing of holarctic waders. — British Trust for Ornithology, Tring.
Schmidt, K.P., & H. Marx (1957): Results of the NAMRU-3 southeastern Egypt expedition, 1954. 2. Reptiles and amphibians. — Bull. zool. Soc. Egypt 13: 16—28.
Schweinfurth, G. (1865): Das Land am Elba- und Soturba-Gebirge. — Petermanns Mitt. 1865: 330—340.
— (1868): Pflanzengeographische Skizze des gesammten Nil-Gebiets und der Uferländer des Rothen Meeres. — Petermanns Mitt. 1868: 113—129.
Simon, P. (1965): Synthèse de l'avifaune du massif montagneux du Tibesti et distribution géographique de ces espèces en Afrique du nord et environs. — Gerfaut 55: 26—71.
Snow, D. (ed.) (1978): An atlas of speciation in African non-passerine birds. — British Museum (Natural History), London.
Tregenza, L.A. (1951): Observations on the birds of the S.E. desert of Egypt. — Bull. zool. Soc. Egypt 9: 1—18.
United States Board on Geographic Names (1959): Egypt and the Gaza Strip: Gazetteer no. 45. — United States Printing Office, Washington, D.C.
Vaurie, C. (1959): The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. — Witherby, London.

— (1960a): Systematic notes on Palearctic birds. No. 40 Caprimulgidae. — Amer. Mus. Novit. 1997: 1—14.
— (1960b): Systematic notes on Palearctic birds. No. 41 Strigidae: the genus *Bubo*. — Amer. Mus. Novit. 2000: 1—31.
— (1960c): Systematic notes on Palearctic birds. No. 42 Strigidae: the genus *Athene*. — Amer. Mus. Novit. 2015: 1—21.
— (1965): The birds of the Palearctic fauna. Non-passeriformes. — Witherby, London.
Williams, J.G. (1955): A systematic revision and natural history of the Shining Sunbird of Africa. — Condor 57: 249—262.

Address of the author: Steven M. Goodman, Bird Division, Museum of Zoology, The University of Michigan, Ann Arbor, Mich. 48109, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Bemerkenswerte ornithologische Beobachtungen in der Türkei im Sommer 1981

von

ANDREAS HELBIG

Einleitung

Seit der grundlegenden Arbeit von Kumerloeve (1961) über die Vogelwelt Kleinasiens war die Türkei Gegenstand intensiver avifaunistischer Erforschung (z. B. Kumerloeve 1964—1975; Ornithological Society of Turkey [O.S.T.] 1969—1978). Kumerloeve (1975 a) faßt den Stand dieser Erforschung zusammen und verweist gleichzeitig auf die dringende Notwendigkeit weitere Untersuchungen in dieser Region. Er gibt eine chronologische Bibliographie der wichtigsten die Türkei betreffenden ornithologischen Arbeiten, die einen Überblick bis 1975 ermöglicht.

Seither erschien eine Reihe weiterer wichtiger Beiträge: Gallner (1976) teilt bemerkenswerte Beobachtungen und Bruthinweise für seltene Arten in der Provinz Van, Osttürkei, mit. Der Status einiger Seevogelarten an der türkischen Südküste wird von Witt (1976) präzisiert, dem auch der Erstnachweis von *Sterna bengalensis* gelang. Einen Sammelbericht über zwölf Türkeireisen, hauptsächlich in die westlichen und zentralen Landesteile, legen Eggers & Streese (1978/79) vor. Darin ist besonders der gesichert erscheinende Nachweis eines Wüstengimpels (*Bucanetes githagineus*) an der Südküste interessant. Auch am Vorkommen des Klippenkleibers (*Sitta tephronota*) in der SE-Türkei kann nun nicht mehr gezweifelt werden (Eggers 1977). Erste türkische Nestfunde von Wiesenweihe und Wendehals gelangen Schubert (1979 a), während der Dornspötter (*Hippolais languida*) erstmals als Brutvogel in Zentralanatolien nachgewiesen wurde (Schubert 1979 b). Wichtige Beiträge erschienen über den Großvogelzug an den Konzentrationspunkten Schwarzmeerküste (Beaman 1978), Bosporus (Ritzel 1980) und Belen Pass (Sutherland & Brooks 1981). Ornithologische Reiseberichte legten ferner Beaudoin (1976), Schmidtke & Utschick (1980) und A. & F. Petretti (1980) vor.

Diese kurze Übersicht über die jüngsten die Türkei betreffenden ornithologischen Arbeiten erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit; sie soll nur zeigen, daß noch in allerjüngster Zeit wesentliche neue Erkenntnisse über Verbreitung und Status vieler türkischer Vogelarten gewonnen wurden und deshalb weitere wichtige Ergänzungen zu erwarten sind. Auch heute noch ist die Avifauna der Türkei weit weniger erforscht, als die der meisten europäischen Länder.

Material

Vom 15. 7. bis 16. 8. 1981 bereisten Prof. Dr. C. Naumann (Bielefeld), W. G. Tremewan (Byfleet, Surrey) und Verf. weite Teile der Türkei. Wir verbrachten ca. 12 Tage im zentralen Hochland, sowie jeweils einen bis mehrere Tage im Ceyhan-Delta (Südküste), den Provinzen Van, Hakkari und Kars und an der südöstlichen Schwarzmeerküste. Dabei wurden 231 Vogelarten in der Türkei beobachtet. Die wichtigsten Feststellungen werden im folgenden mitgeteilt und kommentiert, und zwar nur dort, wo der bisherige Kenntnisstand wesentlich ergänzt werden kann. Die Einstufung der Beobachtungen erfolgte nach den Statusangaben der O.S.T. (1975, 1978) und den anderen o.g. Quellen.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. C. Naumann für die Möglichkeit, an dieser Türkeireise teilzunehmen. Er und Herr V. Laske unterzogen das Manuskript einer kritischen Durchsicht. Herrn Dr. H. Kumerloeve (München) danke ich herzlich für ausführliche Anmerkungen zum Manuskript und zahlreiche Quellenhinweise. Schließlich sei Mr. W.G. Tremewan für die Bestimmung der unter *Sturnus roseus* erwähnten Heuschreckenart gedankt.

Ergebnisse

Brutnachweise des Rostbürzelsteinschmätzers *Oenanthe xanthoprymna* in der Südosttürkei

Am 8. 8. 1981 entdeckte ich zwei Paare des Rostbürzelsteinschmätzers ca. 5 Straßenkilometer westlich des Suvarıhalil-Passes, 59 km östlich Uludere, Prov. Hakkari. Das ♀ des einen Paares fütterte zwei gerade flügge Junge, die noch nicht selbständig Nahrung aufnahmen und zweifellos am Ort erbrütet wurden. Das andere Paar trug mehrfach Futter in eine Felsspalte, in der sich demnach ein Nest mit nicht flüggen Jungen befunden haben muß. Auf eine genaue Untersuchung des Nestes wurde aus Schutzgründen verzichtet. Mir gelangen mehrere Farbfotos von Alt- und Jungvögeln, nach denen die Artbestimmung u. a. von Donald Parr (Ashtead, England) bestätigt werden konnte.

Während der 4,5-stündigen Beobachtung wurden schriftliche Beschreibungen aller Vögel im Gelände angefertigt. Da die Gefiedermerkmale z. T. von denen auf Abbildungen der Feldführer und bei Hüe & Etchécopar (1970) abwichen, seien folgende Kurzbeschreibungen angefügt:

ad. ♂: Insgesamt ein mittelgroßer und ziemlich dunkler Steinschmätzer. Bürzel und Unterschwanzdecken schwach rotbeige gefärbt, weniger intensiv als bei Heinzel, Fitter & Parslow (1972) dargestellt, eher so wie bei Hüe & Etchécopar (1970, Tafel 22). Zentrale Schwanzfedern und distales Drittel der anderen Schwanzfedern schwarz, proximaler Teil der äußeren Schwanzfedern weiß, so daß der Eindruck eines breiten, umgekehrten „T" auf weißem Grund entsteht. Kehle schwarz und ohne scharfe Tennung in das Dunkelbraun von Rücken und

Flügeln übergehend. Flügel etwas rötlicher braun und etwas heller als Rücken, ohne helle Querbinden und Federränder (vgl. dagegen *O. moesta*). Der graubraune Scheitel war von hellgrauen, nicht scharf gegen den Scheitel abgegrenzten Überaugenstreifen und Stirnvorderrand eingefaßt. Bei einem Exemplar hatte die Spitze jeder Schwanzfeder unterseits einen weißen Punkt.

ad. ♀: Bürzel und Unterschwanzdecken mit nur schwachem rötlichem Anflug bis hell zimtrötlich (variabel!). Bei beiden ♀ war die Zimtfärbung deutlich blasser als bei den ♂. Schwanzzeichung wie bei ♂, allerdings fehlten dem einen der beiden ♀ sämtliche Schwanzfedern, so daß nur die hell zimtfarbenen Ober- und Unterschwanzdecken zurückblieben, wodurch das Flugvermögen jedoch nicht beeinträchtigt schien. Kopf grau, ohne jeglichen hellen Überaugenstreif (im Gegensatz zu Abbildungen bei Heinzel et al. 1972; Hüe & Etchécopar 1970). Kehle nur bei einem ♀ etwas heller als der Rest des Kopfes. Rücken graubraun, heller als beim ♂, Flügel wie bei den ♂.

Flügge juv.: Färbung ähnlich der der adulten ♀, aber mit hellorangenen Schnabelwülsten. Der Schwanz war oberseits fast völlig schwarz, nur die proximale Hälfte der äußersten Federn war rötlich (nicht weiß wie bei ad.), und die äußersten Spitzen aller Schwanzfedern bildeten eine ganz dünne rostfarbene Endbinde. Der Eindruck eines schwarzen „T" auf weißem Grund entstand nicht. Bürzel und Unterschwanzdecken hell zimtfarben, Kehle und Unterseite beige, Kopf grau, ohne hellen Überaugenstreif. Rücken grau mit leichtem bräunlichem Einschlag, Flügel einfarbig braun.

Zusammenfassend sind die Variabilität der Rostfärbung von Bürzel und Unterschwanzdecken (vgl. unten), sowie die Unterschiede in der Schwanzzeichnung zwischen Alt- und Jungvögeln bemerkenswert.

Der Brutbiotop war ein ca. 250 Meter breites Trockental, dessen Sohle mit Felsblöcken und Ruderalvegetation bedeckt war und nur vereinzelte kleine Büsche und *Ferula*-Stauden aufwies. Beiderseits wurde das Tal von ca. 120 Meter hohen, stufigen Felshängen begrenzt, die stellenweise locker mit Eichenbüschen (*Quercus* spec.) bewachsen waren, z. T. aber auch kahl und senkrecht abfielen. Am Fuß der Hänge lag grobes Geröll. Die beiden Steinschmätzerreviere lagen je an einem dieser Felshänge, waren ca. 250 m voneinander entfernt und nach S bzw. SW exponiert. Sie befanden sich auf 2000 bis 2100 m Meereshöhe. Wahrscheinliche Brutnachbarn in der weiteren Umgebung waren Chukarhuhn (*Alectoris chukar*), Felsenschwalbe (*Ptyonoprogne rupestris*), Felsenkleiber (*Sitta neumayer*), Dornspötter (*Hippolais languida*) und Kappenammer (*Emberiza melanocephala*). Der Neststandort des einen Paares (Abb. 1) lag in einer Spalte zwischen großen Felsblöcken in einem relativ flach abfallenden Hangabschnitt und ca. 30 m oberhalb der Talsohle.

Am 9. 8. 1981 sah ich auf drei Straßenkilometern am und westlich des Tanin-Tanin-Passes, 15 km östlich Uludere, Provinz Hakkari, weitere 6 Rostbürzel-steinschmätzer, davon ein flügger, offenbar selbständiger Jungvogel. Letzterer hatte im Gegensatz zur obigen Beschreibung fast keine sichtbare Rostfärbung auf dem Bürzel (dieser erschien weiß), nur die Unterschwanzdecken waren schwach rötlich. Ebenfalls 1981 fand R. Mertens (brieflich an Kumerloeve) am Nemrut Dağı bei Eski Kahta, Provinz Adiyaman, 3 Paare mit flüggen Jungen.

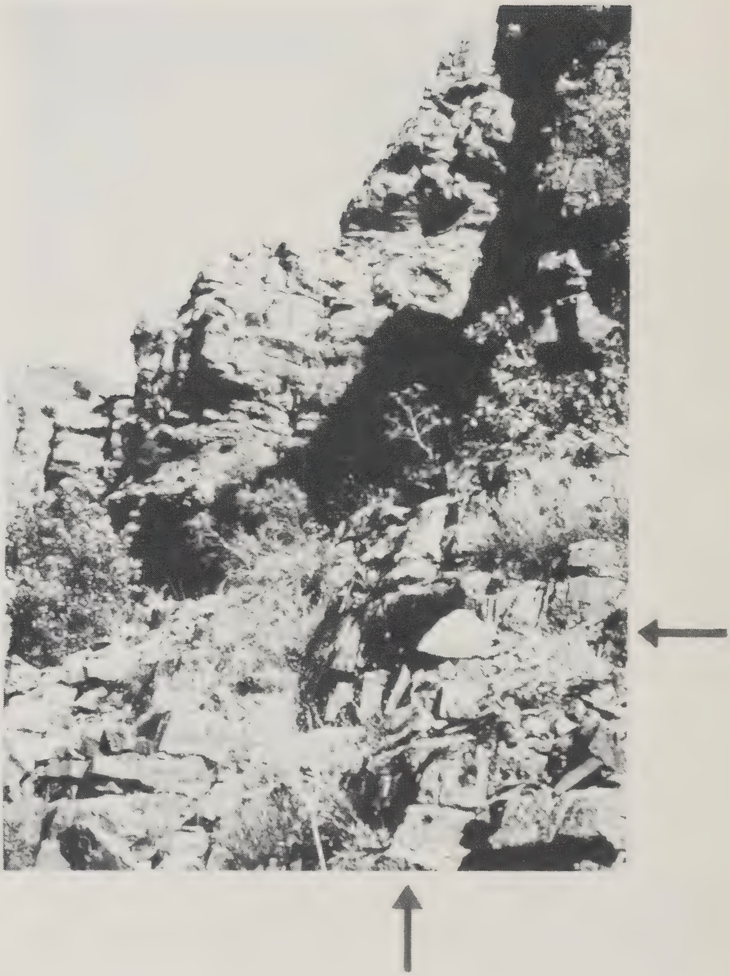


Abb. 1: Brutplatz eines Paares *Oenanthe xanthoprymna* 59 km E Uludere, Prov. Hakkari. Die Pfeile zeigen auf den Neststandort. Foto: Verfasser, 8. 8. 1981.

Insgesamt deuten diese Beobachtungen auf eine weitere Verbreitung der Art im Südosten der Türkei hin, als bisher angenommen wurde (O.S.T. 1975, 1978; Kumerloeve 1975b). Die geschilderten Brutnachweise sind die ersten in der Türkei. Bisher war der Status der Art unklar. Den einzigen früheren Hinweis auf ein mögliches Brutvorkommen lieferte die Beobachtung eines Paares bei 2000 m westlich Hakkari am 17. 5. 75 (K. Warncke in O.S.T. 1978).

Wasservogelbestände am Yay-Gölü und im Ceyhan-Delta

Um den ökologischen Zustand von Gewässern beurteilen und überwachen zu können, sind quantitative Angaben zu Wasservogelrastbeständen von großer Bedeutung (Utschick 1976). Den zahlreichen türkischen Seen und Feuchtgebieten kommt eine enorme Bedeutung als Wasservogellebensraum zu (Kumerloeve 1964; Koning 1973). Aus diesen Gründen und weil nur wenige vollständige Zählungen aus dem Spätsommer vorliegen, wurde versucht, die Wasservogelbestände des nördlichen Yay-Gölü, Provinz Kayseri (in den „Bird Reports" der O.S.T. als Kurbaga Gölü bezeichnet) und eines Teiles des Ceyhan-Deltas, Provinz Adana, zu erfassen. Das Resultat ist in Tabelle 1 wiedergegeben. Die Zählungen am Yay-Gölü erfolgten am 22. und 24. 7. 81 zwischen den beiden im NW und NE (bei Develi) in den See mündenden Kanälen (Uferlinie ca. 5 km). Alle vom Ufer aus sichtbaren Vögel auf der offenen Seefläche wurden mit erfaßt. Die Zählung im Ceyhan-Delta erfolgte am 28. 7. 81 in einem ca. 5 km langen und etwa 150 m breiten Streifen nicht abgeernteter vorjähriger Reisfelder südlich Tarsus, die überflutet waren und hervorragende Rast- und Nahrungsbedingungen für Wasservögel boten. Die Zahlen von dort geben die Gesamtbestände nur relativ grob wieder und sind eher zum Vergleich der relativen Häufigkeiten geeignet.

Bemerkenswert ist die Ansammlung von ca. 11000 Rostgänsen (*Tadorna ferruginea*) allein auf dem Nordteil des Yay-Gölü. Das bisherige Maximum dort waren 3100 Ex. im Nov. 1971 (O.S.T. 1975). Die bisher größten Ansammlungen auf einem einzigen anatolischen See waren 10000—15000 Ex. am Emir Gölü am 11. 9. 1936 (Kumerloeve 1961) und ca. 10000 Ex. am Kulu Gölü am 21. 7. 75 (O.S.T. 1978). Koning (1973) schätzt den Herbstbestand für das gesamte anatolische Hochplateau auf 10000—14000 Ex. Da sich die Rostgans vorwiegend vegetabilisch ernährt (Bauer & Glutz von Blotzheim 1968), könnte ihre gewaltige Zahl am Yay-Gölü (72 % aller dort gezählten Wasservögel) auf eine erhebliche organische Belastung des Sees hindeuten.

Die Ansammlung von 550 Zwergscharben (*Phalacrocorax pygmeus*) am selben Ort ist ebenfalls bemerkenswert für das zentrale Hochplateau.

Im Ceyhan-Delta sei die ungewöhnlich große Zahl von 400 Sichelstrandläufern (*Calidris ferruginea*) hervorgehoben, von denen noch etwa 95 % das volle Brutkleid trugen. Die große Zahl dürfte auf das vorübergehend besonders günstige Rasthabitat zurückzuführen sein. Normalerweise überschreiten Ansammlungen an der Südküste 100 Ex. nicht (O.S.T. 1975, 1978).

Tabelle 1: Rastbestände von Wasservögeln auf dem nördlichen Yay-Gölü (Zentrales Hochland) und auf Reisfeldern im Ceyhan-Delta (Südküste) am 22./24. 7. bzw. 28. 7. 1981. Näheres siehe Text.

Art	Yay-Gölü	Ceyhan-Delta
Podiceps cristatus, Haubentaucher	120	
Tachybaptus ruficollis, Zwergtaucher		2
Pelecanus onocrotalus, Rosapelikan	30	
Phalacrocorax pygmeus, Zwergscharbe	550	
Ardea cinerea, Graureiher	10	25
Ardea purpurea, Purpurreiher	25	
Egretta alba, Silberreiher	100	
Egretta garzetta, Seidenreiher	80	20
Ardeola ralloides, Rallenreiher	120	
Nycticorax nycticorax, Nachtreiher	33	
Ixobrychus minutus, Zwergdommel	7	
Platalea leucorodia, Löffler	100	40
Plegadis falcinellus, Braunsichler	250	90
Ciconia ciconia, Weißstorch	60	100
Phoenicopterus ruber, Flamingo	680	
Anser anser, Graugans	180	
Tadorna tadorna, Brandgans	3	
Tadorna ferruginea, Rostgans	11 000	
Anas platyrhynchos, Stockente	30	
Anas crecca, Krickente	52	45
Anas querquedula, Knäkente	15	2
Anas strepera, Schnatterente	1	
Anas acuta, Spießente	4	
Marmaronetta angustirostris, Marmelente	4	17
Netta rufina, Kolbenente	8	
Aythya ferina, Tafelente	160	
Fulica atra, Bläßralle	450	
Gallinula chloropus, Teichralle	10	
Himantopus himantopus, Stelzenläufer	80	120
Charadrius dubius, Flußregenpfeifer	3	20
Charadrius alexandrinus, Seeregenpfeifer	70	40
Charadrius leschenaultii, Wüstenregenpfeifer	6	
Vanellus vanellus, Kiebitz	250	5
Hoplopterus spinosus, Spornkiebitz	50	52
Calidris minutus, Zwergstrandläufer	11	15
Calidris ferruginea, Sichelstrandläufer		400
Tringa totanus, Rotschenkel	75	70
Tringa nebularia, Grünschenkel	25	100
Tringa stagnatilis, Teichwasserläufer	22	20

Tringa erythropus, Dunkelwasserläufer	11	1
Actitis hypoleucos, Flußuferläufer	4	3
Tringa glareola, Bruchwasserläufer	140	40
Tringa ochropus, Waldwasserläufer	100	8
Philomachus pugnax, Kampfläufer	45	15
Numenius arquata, Brachvogel	1	1
Limosa limosa, Uferschnepfe		1
Burhinus oedicnemus, Triel	2	
Glareola pratincola, Brachschwalbe	3	60
Larus genei, Dünnschnabelmöwe	115	
Larus ridibundus, Lachmöwe	74	80
Sterna albifrons, Zwergseeschwalbe		15
Sterna hirundo, Flußseeschwalbe	35	80
Gelochelidon nilotica, Lachseeschwalbe	20	1
Chlidonias niger, Trauerseeschwalbe		80
Chlidonias hybridus, Weißbartseeschwalbe	70	4
Chlidonias leucopterus, Weißflügelseeschwalbe	5	120

Weitere bemerkenswerte Nachweise

Die hier verwendeten Bezeichnungen und Abgrenzungen der verschiedenen Teilgebiete der Türkei sind mit jenen, die in den „Bird Reports" der O.S.T. (Karte s. dort) verwendet werden, identisch.

Gavia arctica, Prachttaucher. — 12. 8. 81 2 Ex., davon offenbar ein diesjähriger Vogel, südlich Hopa an der Schwarzmeerküste. Relativ frühes Datum, die Art erscheint sonst ab Anfang September (O.S.T. 1975, 1978).

Tachybaptus ruficollis, Zwergtaucher. — 4. 8. 81 ca. 10 Paare mit nicht flüggen pulli in einer Bucht des Van Gölü, westlich Gevaş. Definitive Brutnachweise aus der Osttürkei sind selten.

Aythya fuligula, Reiherente. — 10. 8. 81 2 ♂ und 1 ♀ mit 5 kleinen pulli (wenige Tage alt) auf dem Çildir Gölü bei Dogruyol! Der einzige bisher vorliegende Brutnachweis stammt vom Van Gölü, wo Vielliard (1968) im August 1967 1 und 3 juv. sah, wobei unklar ist, wie alt diese waren.

Aythya nyroca, Moorente. — 4. 8. 81 40 ad. in einer verschilften Bucht (geeigneter Brutbiotop) des Van Gölü, westlich Gevaş, jedoch keine pulli gesehen. Solche großen Ansammlungen sind von diesem Ort bisher nicht bekannt.

Oxyura leucocephala, Weißkopfruderente. — 4. 8. 81 an ebendieser Stelle 7 ♂ und 4 ♀, davon 1 ♀ mit nicht flüggen pulli. Zuvor wurden in der Türkei neben zahlreichen Brutverdachten nur eine wahrscheinliche Brut am Van Gölü (O.S.T. 1975) und eine Brut am Kazligöl Gölü (Gallner 1976) festgestellt, beide 1973. Die Angabe von Vielliard (1968), der am 21. 9. 67 4 diesjährige Exemplare zwischen

Çildir und Gölebert sah, kann nicht als Brutnachweis gelten (vgl. auch Kumerloeve 1969).

Circaetus gallicus, Schlangenadler. — 28. 8. 81 ca. 10 km nördlich Karatas (Südküste) 1 frischtotes Ex. unter einem Metallhochspannungsmasten gefunden. Die Füße waren stark angeschmort. Stromschlag dürfte eine häufige Todesursache von Greifvögeln in der Türkei sein, da unsachgemäß über Metallmasten verlegte Leitungen sehr verbreitet sind.

Hieraaetus pennatus, Zwergadler. — 11. 8. 81 2 ad. Ex. der hellen Phase verhielten sich stark brutverdächtig in einem Kiefernwald 15 km nördlich Ardahan, Prov. Kars. Von 1970 bis 1975 gab es aus der Osttürkei nur 3 Brutzeitfeststellungen (Groh 1971; O.S.T. 1975).

Gypaetus barbatus, Bartgeier. — 7. 8. 81 1 ad. und 2 juv., davon mindestens einer flügge, in einer Felswand bei ca. 3200 m über NN (nivale Zone) auf der Berçelem Yaylasi, 15 km nördlich Hakkari. Die starke Bekalkung der Wand läßt mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine erfolgreiche Brut an diesem Ort schließen. Ob auch der zweite Jungvogel schon flügge war, ließ sich nicht feststellen. Jedenfalls flog er nicht ab, als die beiden anderen Vögel bei meiner Annäherung aus der Wand abstrichen. — Obwohl die Art in türkischen Hochgebirgen weit verbreitet ist, sind Brutnachweise selten.

Circus pygargus, Wiesenweihe. — Erste Horstfunde in der Türkei gelangen erst 1977 (Schubert 1979a). Folgende Beobachtungen deuten auf mögliche Brutvorkommen: 4. 8. 81 1 ad. ♂ übergibt in der Luft Beute an einen gerade flüggen Jungvogel, der in hoher Krautvegetation an einem Flußufer 15 km östlich Mus (Osttürkei) gesessen hatte. Ebendort ein ad. ♀ intensiv rufend. 6. 8. 81 im Wiesengelände und den südlich angrenzenden Hügeln bei Yüksekova, Prov. Hakkari, ca. 30 Ex., wobei ad. ♂ deutlich überwogen. Dort mindestens ein gerade flügger Jungvogel.

Arenaria interpres, Steinwälzer. — 2. 8. 81 1 Ex. in vollem Brutkleid am Tödürge Gölü, östl. Hafik.

Chlidonias hybridus, Weißbartseeschwalbe. — 6. 8. 81 am Fluß bei Yükeskova, Prov. Hakkari, 3 ad. Ex. (90 % Brutkleid) und ca. 15 immat. Die Art ist im Osten und Südosten sehr spärlicher Durchzügler (Kumerloeve 1961; O.S.T. 1975, 1978).

Clamator glandarius, Häherkuckuck. — 7. 8. 81 ein flügger, aber noch nicht selbständiger Jungvogel bettelte 2 Elstern (*Pica pica*) um Futter an im Zap-Tal, ca. 30 km westlich Hakkari. Es besteht kein Zweifel, daß der Vogel dort von den Elstern aufgezogen wurde. — Brutnachweise sind in der Türkei generell selten (Schubert 1979a), und die Art scheint aus dem Südosten des Landes bisher überhaupt nicht bekannt zu sein, wenn man von wenigen offensichtlichen

Durchzüglern im oberen Euphratgebiet (Hazar Gölü) absieht (Kumerloeve 1967; O.S.T. 1975, 1978).

Bubo bubo, Uhu. — 6. 8. 81 1 Ex. abends rufend ca. 18 km NW Yüksekova an einem vegetationsarmen Geröllhang mit anstehendem Fels. — Meldungen aus der E- und SE-Türkei sind selten, obwohl der Uhu hier noch am dichtesten verbreitet sein dürfte. Jüngere Brutnachweise stammen aus Bireçik (O.S.T. 1975) und vom Mt. Kouh, östlich Van (Gallner 1976), beide von 1973.

Caprimulgus europaeus, Ziegenmelker. — "Apparently absent from most of the South East" (O.S.T. 1978, p. 114). — Am 7. 8. 81 nachts 1 Ex. auf der Straße an der Ostseite des Suvarıhalil-Passes bei ca. 1900 m über NN, Prov. Hakkari. Es könnte sich natürlich um einen frühen Durchzügler gehandelt haben.

Coracias garrulus, Blauracke. — Zwischen Tunçeli und Bingöl, Osttürkei, in ebenem oder leicht hügeligem Gelände am 3. 8. 81 im Mittel 4,3 Ex. pro Straßenkilometer (65 km gezählt). Gemähte Kornfelder wurden deutlich bevorzugt, dort z.T. über 10 Ex./km.

Alcedo atthis, Eisvogel. — 7. 8. 81 1 Ex. an einem Fluß ca. 18 km nordwestlich Yüksekova. Mit Sicherheit ein Durchzügler, da geeignete Brutmöglichkeiten in weitem Umkreis fehlten. — Der Status dieser Art ist unklar, Nachweise aus der E- und SE-Türkei sind selten (O.S.T. 1975, 1978).

Lanius excubitor, Raubwürger. — 10. 8. 81 2 Ex. am Ostufer des Çildir Gölü, NE-Türkei. 11. 8. 81 in der Umgebung von Ardahan, Prov. Kars, insgesamt 13 Ex.! Dieses relativ häufige Vorkommen (der Verwechslungsgefahr mit juv. Schwarzstirnwürgern wurde Rechnung getragen) ist bemerkenswert, da von 1970 bis 1975 nur 1 Nachweis aus der Osttürkei vorliegt (O.S.T. 1975, 1978). Auf eine mögliche Ansiedlung der Art als Brutvogel sollte verstärkt geachtet werden.

Sturnus roseus, Rosenstar. — 10. 8. 81 ca. 800 Ex. (sehr großer Schwarm für diese Jahreszeit) etwa 40 km SSW Kars, NE-Türkei. In diesem Gebiet herrschte eine Gradation der Heuschreckenart *Calliptamus italicus*. Juv. Rosenstare wurden nur in Gesellschaft von Staren *Sturnus vulgaris* angetroffen (bei Yüksekova, Kars, Ardahan, max. ca. 30 Ex.), aber nie mit adulten Individuen der eigenen Art. Auf der Rückfahrt gelang ein erwähnenswerter Nachweis außerhalb der Türkei: 17. 8. 81 1 juv. Ex. bei Efsoni, nordwestlich Saloniki, Griechenland. Auch dieser Vogel war mit Staren vergesellschaftet.

Prunella collaris, Alpenbraunelle. — 7. 8. 81 2 Ex. ca. 15 km nördlich Hakkari bei etwa 3100 m über NN. — Die Art scheint bisher aus der SE-Türkei nicht bekannt zu sein (O.S.T. 1975, 1978).

Phylloscopus (collybita) lorenzii, Kaukasus-Zilpzalp. — 5. 8. 81. 1 Ex. (offensichtlich Durchzügler) ca. 30 km nördlich Çatak, südlich Van. Der Vogel wirkte völlig grau mit einem bräunlichen Einschlag auf der Oberseite, hatte aber keinerlei Olivtönung. Unterseite heller als Oberseite, deutlicher heller Überaugenstreif. Keine Rufe gehört. — Diese von Williamson (1976) als *Ph. sindianus lorenzii* bezeichnete Form unterscheidet sich in der Farbe recht deutlich von den anderen Zilpzalprassen der Türkei. Sie ist als Brutvogel auf den Kaukasus beschränkt, aber als Durchzügler auch im Iran, dem Iraq und in der Türkei nachgewiesen (Williamson 1976; Kumerloeve 1966; O.S.T. 1978; J. Martens briefl.). Da *lorenzii* mit *Ph. collybita abietinus* im Kaukasus sympatrisch vorkommt (wenn auch durch Habitat und Höhenstufe teilweise getrennt), ohne daß intermediäre Exemplare bekannt sind, und sich die Gesänge der beiden Formen im Sonagramm deutlich unterscheiden, dürfte *Ph. lorenzii* Artstatus erreicht haben (Martens briefl.), wie es bereits früher vermutet wurde (Kumerloeve 1966). Verbreitung und Status der Form in der Türkei sind derzeit völlig unklar (O.S.T. 1978).

Muscicapa striata, Grauschnäpper. — 6. 8. 81 4 Ex. in Gehölz (geeigneter Brutbiotop) im Sat Dag, ca. 30 km nördlich Daglica, äußerste SE-Türkei. — Brutnachweise aus der SE-Türkei fehlen offenbar, obwohl die Art im Frühjahr ostwärts bis Hakkari nachgewiesen ist (O.S.T. 1975, 1978).

Luscinia svecica, Blaukehlchen. — 7. 8. 81 2 Ex. in geeignetem Brutbiotop auf 2900 m über NN auf der Berçelem Yaylasi, ca. 15 km nördlich Hakkari. Es könnte sich schon um Durchzügler gehandelt haben, denn Brutzeitfeststellungen fehlen aus der SE-Türkei, während die Art in ähnlichen Biotopen und Höhenlagen im Nordosten brütet.

Sitta europaea, Kleiber. — 6. 8. 81 4 Ex. offenbar ein Paar mit mindestens 2 flüggen juv., in einem Gehölz im Sat Dag, ca. 30 km nördlich Daglica, SE-Türkei. — Die bisher bekannten Brutvorkommen in dieser Region liegen weit westlich bei Uludere (O.S.T. 1978).

Remiz pendulinus, Beutelmeise. — Die drei folgenden Nachweise diesjähriger Jungvögel abseits von potentiellen Brutplätzen belegen ein weites Umherstreifen schon im Hochsommer: 27. 7. 81 1 auf einem Campingplatz bei Göreme, Prov. Kayseri (zentrales Hochland), wo sie sich mindestens 2 Std. lang in einzelnen kleinen Bäumen aufhielt. 6. 8. 81 1 an einem Fluß ca. 18 km nordwestlich Yüksekova. 7. 8. 81 2 Ex. in Hakkari auf ca. 1800 m über NN! Nachweise im äußersten Südosten des Landes sind selten und fehlen z. B. für 1970—75 völlig (O.S.T. 1975, 1978).

Montifringilla nivalis, Schneefink. — 29. 7. 81 1 Ex. auf 1250 m über NN bei Çemil, südlich Ürgüp (zentrales Hochland). Um diese Jahreszeit eine ungewöhnlich geringe Meereshöhe.

Acanthis flavirostris, Berghänfling. — 7. 8. 81 ca. 25 Ex. zusammen mit Hänflingen auf ca. 2900 m Höhe bei Berçelem Yaylasi, nördlich Hakkari. — Die südlichsten Brutzeitnachweise stammen von Başkale und Çatak (Kumerloeve 1961, 1969), jedoch wurde die Art in jüngerer Zeit nicht mehr in der SE-Türkei nachgewiesen (O.S.T. 1975, 1978).

Rhodopechys sanguinea, Rotflügelgimpel. — Die weite Verbreitung dieser Art in der Türkei wurde erst relativ spät erkannt (Lit. op. cit.; Beaudoin 1976; Lehmann 1971). Es seien nur zwei Sommerfeststellungen von Orten mitgeteilt, von denen Brutnachweise bisher fehlen: 20. 7. 81 2 ad. Ex. an der Nordseite des Erciyas Dag, Prov. Kayseri, auf ca. 1900 m Höhe. 23. 7. 81 1 Ex. auf einer Paßhöhe im Melendiz Daği, südlich Çiftlik, Prov. Niğde.

Coccothraustes coccothraustes, Kernbeißer. — 3. 8. 81 2 Ex. in geeignetem Brutbiotop am Pülümür Paß, südlich Tanyeri, Prov. Tunçeli. — Da die Art auf dem Zug nicht vor Anfang September in der Türkei zu erwarten ist, könnte es sich um Brutvögel der Gegend gehandelt haben. Brutnachweise und Sommerbeobachtungen fehlten bisher aus der Osttürkei völlig (Kumerloeve 1961; O.S.T. 1975, 1978). Die Darstellung der Brutverbreitung in der Türkei durch Hüe & Etchécopar (1970, p. 813) entbehrt nach bisherigem Kenntnisstand jeder Grundlage.

Emberiza schoeniclus, Rohrammer. — 6. 8. 81 mindestens 6 Ex. an einem ca. 15 m breiten, stark verschilften Flußlauf (geeigneter Brutbiotop) bei Yüksekova, Prov. Hakkari. Ein Brutvorkommen an dieser Stelle erscheint durchaus denkbar, obwohl bisher Hinweise dafür aus der SE-Türkei gefehlt hatten. Zwar fand Kumerloeve (1969) 25—30 Brutpaare am Van Gölü, bei Yüksekova jedoch keine. Von 1970 bis 1975 gelang in der E- und SE-Türkei nur ein Nachweis eines Durchzüglers (O.S.T. 1975, 1978).

Zusammenfassung

Vom 15. 7. bis 16. 8. 1981 wurden ornithologische Beobachtungen in der Türkei, hauptsächlich in Zentralanatolien und den östlichen Landesteilen, angestellt.

Die ersten Brutnachweise von *Oenanthe xanthoprymna* gelangen in der Provinz Hakkari (2 Paare). Die Vögel zeigten sehr variable Rostfärbung des Bürzels und deutliche Unterschiede in der Schwanzzeichnung zwischen Alt- und Jungvögeln. Biotop und Neststandort (Abb. 1) werden im Detail beschrieben.

Wasservogelzählungen vom Yay-Gölü (= Kurbaga Gölü, Zentralanatolien) und dem Ceyhan-Delta (Südküste) werden vorgelegt (Tabelle 1) und diskutiert. Ansammlungen von 11 000 Rostgänsen und 550 Zwergscharben an ersterem, sowie 400 Sichelstrandläufern an letzterem Ort sind von besonderem Interesse.

In der E- und SE-Türkei gelangen Brutnachweise der folgenden, bisher dort selten oder überhaupt nicht als Brutvögel gefundenen Arten: Zwergtaucher (Van Gölü), Reiherente (Çildir Gölü), Weißkopfruderente (Van Gölü), Bartgeier (Hakkari) und Häherkuckuck (Zap-Tal W Hakkari). Weitere bemerkenswerte Nachweise betreffen 24 Arten.

Summary

Remarkable bird records from Turkey in summer 1981

During a visit to Turkey from 15. 7. to 16. 8. 81 ornithological observations were carried out mainly in Central Anatolia and the eastern parts of the country.

For the first time breeding of *Oenanthe xanthoprymna* was confirmed (2 pairs west of Hakkari). There were distinct differences in tail pattern between adult and juvenile Red-tailed Wheatears and the reddish coloration of rump and undertail coverts varied considerably. Habitat and nesting place are described in detail (Abb. 1).

Waterbird counts were conducted at parts of Yay Gölü (= Kurbaga Gölü, Central Anatolia) and the Ceyhan delta (South Coast) (Table 1). Aggregations of 11 000 Ruddy Shelducks and 550 Pygmy Cormorants at the first and 400 Curlew Sandpipers at the second locality were of interest.

In E- and SE-Turkey the following species were found breeding: Little Grebe (Van Gölü), Tufted Duck (Çildir Gölü), White-headed Duck (Van Gölü), Bearded Vulture (Hakkari) and Great Spotted Cuckoo (Zap valley west of Hakkari). Further noteworthy records concerning 24 species are mentioned.

Literatur

Bauer, K. M., & U. Glutz von Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 2. — Frankfurt/M.

Beaman, M. (1978): Doortrekkende stootvogels in Turkije bedreigt. — Vogeljaar 26: 128—130.

Beaudoin, J.-C. (1976): Excursion ornithologique dans le Moyen-Taurus (Turquie). — Alauda 44: 77—90.

Eggers, J. (1977): Weiteres zum Vorkommen des Klippenkleibers (*Sitta tephronota*) in der Südosttürkei. — Vogelwelt 98: 25—27.

— & U.P. Streese (1978/79): Gesammelte Beobachtungen zur Avifauna der Türkei I, II. — Mitt.-Bl. DBV Hamburg, Sonderheft 6: 63—72; Sonderheft 7: 78—84.

Gallner, J.-C. (1976): Observations ornithologiques nouvelles dans la région de Van (Turquie). — Alauda 44: 111—117.

Groh, G. (1971): Jungfernkranich und Fahlsperling Brutvögel in der Türkei mit Bemerkungen zu anderen Vogelarten. — Mitt. Pollichia III/18: 179—183.

Heinzel, H., R. Fitter & J. Parslow (1972): Pareys Vogelbuch. — Parey, Hamburg.

Hüe, F., & R.D. Etchécopar (1970): Les oiseaux du proche et du moyen orient. — Boubée, Paris. 948 pp.

Koning, F.J. (1973): Quantitative Angaben über die in der Türkei überwinternden Anatiden. — Bonn. zool. Beitr. 24: 219—226.

Kumerloeve, H. (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 12, Sonderheft: 1—318.

— (1964): Zur Sumpf- und Wasservogelfauna der Türkei. — J. Orn. 105: 307—325.

— (1966): Ergänzungen zur Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 17: 257—259.

— (1967): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- und Ost-Kleinasien. — Istanbul Univ. Fen. Fak. Mecmuasi B 32: 79—213.

— (1969): Zur Avifauna des Van Gölü- und Hakkari-Gebietes (E/SE Kleinasien). — Istanbul Univ. Fen. Fak. Mecmuasi B 34: 245—312.

— (1975 a): The history of ornithology in Turkey. — In: O. S. T. (1975): Bird Report No. 4, 289—319.

— (1975 b): Zur Verbreitung der Steinschmätzer (*Oenanthe*)-Arten in der Türkei. — Bonn. zool. Beitr. 26: 183—198.

Lehmann, H. (1971): Der Rotflügelgimpel (*Rhodopechys sanguinea*) auf dem Hochplateau Zentral-Anatoliens. — Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal 24: 89—120.

Ornithological Society of Turkey (O.S.T.) (1969, 1972, 1975, 1978): Bird Report No. 1—4. — Sandy, England.

Petretti, A., & F. Petretti (1980): Observations ornithologiques dans les milieux désertiques et semi-désertiques de la Turquie centrale et sud-orientale. — Gerfaut 70: 273—278.

Ritzel, L. (1980): Der Durchzug von Greifvögeln und Störchen über den Bosporus im Frühjahr 1978. — Vogelwarte 30: 149—162.

Schmidtke, K., & H. Utschick (1980): Ornithologische Ergebnisse einer Türkeifahrt. — Anz. orn. Ges. Bayern 19: 57—74.

Schubert, W. (1979 a): Bemerkenswerte Brutnachweise und Brutzeitfeststellungen in Anatolien/Türkei. — Vogelwelt 100: 151—155.

— (1979 b): Der Dornbuschspötter, *Hippolais languida*, als Brutvogel in Mittelanatolien. — Bonn. zool. Beitr. 30: 158—159.

Sutherland, W.J., & D.J. Brooks (1981): The autumn migration of raptors, storks, pelicans and spoonbills at the Belen Pass, Southern Turkey. — Sandgrouse 2: 1—21.

Utschick, H. (1976): Die Wasservögel als Indikatoren für den ökologischen Zustand von Seen. — Verh. orn. Ges. Bayern 22: 395—438.

Vielliard, J. (1968): Résultats ornithologiques d'une mission à travers la Turquie. — Istanbul Univ. Fen. Fak. Mecmuasi B 33: 67—170.

Williamson, K. (1976): Identification for ringers: The genus *Phylloscopus*. — B.T.O. Ident. Guide No. 2, revised edition, 88 pp.

Witt, H.-H. (1976): Beobachtungen zum Vorkommen und zur Brut einiger Non-Passeres an der türkischen Südküste bei Silifke. — Vogelwelt 97: 139—145.

Anschrift des Verfassers: Andreas Helbig, Zoologisches Institut, Universität Frankfurt, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/M.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Age and geographic variation in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758)

by

MIGUEL DELIBES, FERNANDO HIRALDO and JUAN CALDERÓN

Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Sevilla and Madrid

Introduction

From an evolutionary point of view two kinds of biological variation can be distinguished. The first, called geographic variation, occurs when there are differences among spatially segregated populations of a species. The second, called individual variation, concerns differences among individuals of a single population, which can be the consequence of sex, age, season, genetic polymorphism or other factors. This paper deals with plumage changes with age and geographic variation in the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*).

Juvenile Bearded Vultures have a uniformly dark plumage, whereas in adults dark colors are particularly contrasted with white parts. Adult plumage is acquired at about five to six years of age (see Heinroth & Heinroth, 1967, Boswall, 1970 and others). Our purpose is to study: a) the process of plumage variation from juveniles to adults and b) the correspondence among intermediate plumages and age. Both subjects are not sufficiently well-know at present (Glutz et al., 1971).

On the other hand, numerous authors have drawn attention to the variations in size and pattern among Bearded Vultures from different geographic areas, distinguishing between up to 4 or 5 subspecies (Hartert, 1912—1921, Swan, 1945, Vaurie, 1965, Dementiev & Gladkov, 1966, Brown & Amadon, 1968, Glutz et al., 1971.) However, the usual taxonomic approach to the subject implies that the study of geographic variation is set within the framework of the subspecies concept, which makes an unibased analysis of variation difficult (Selander, 1971). In this paper morphological characters of *Gypaetus barbatus* which vary geographically are analysed without a priori regard for subspecies.

Material and methods

Analysis has been limited to the biometric and plumage variations of 252 study skins preserved in museum collections and representing the whole range of the species. Specimens were examined from the following collections: British Museum (Natural History),

Tring: 73; Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin: 48; Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn: 47; Rijksmuseum van Natuurlijke Histoire, Leiden: 16; Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München: 15; Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt am Main: 13; Muséum d'Histoire Naturelle de Nantes, Nantes: 11; Naturhistorisches Museum, Bern: 8; Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart: 8; Muséum d'Histoire Naturelle, Genève: 6; Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris: 2; Muséum d'Histoire Naturelle de Nîmes, Nîmes: 2; Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc: 1; Zoölogisch Museum der Universiteit van Amsterdam: 1; Estación Biológica de Doñana, Sevilla: 1. The conservation state of the different skins was quite variable and we were not able to examine all the characters in every specimen.

After having examined the first 100 specimens we selected 16 two-state characters and two multistate characters in which variation with age could be identified. All the specimens analysed were grouped according to these characters into 19 homogeneous types (Table 1). In each case, the presence of the character was noted as "1" and the lack of it noted as "0". Similarity among types was calculated with the Gower coefficient, Sg (Sneath & Sokal, 1973). Thus, we obtained a similarity matrix among different types (Table 2) which has been examined with the multivariate classification analysis U.P.G.M.A. (Sneath & Sokal, 1973) to obtain the corresponding dendrogram. We indicate below the two-state presence—absence characters selected, preceded by a number. They shall henceforth be referred to by that number.

Head region:

1.— Brown-blackish feathers in the crown (Fig. 1: 1).
2.— Brown semiplumes in the crown (Fig. 1: 2).
3.— White semiplumes with a variable proportion of black bristles in the crown (Fig. 1: 3 and 4).
4.— Brown-blackish feathers in the occiput and the nape (Fig. 1: 1, 2 and 3).
5.— White feathers in the occiput and the nape (Fig. 1: 3 and 4).
6.— Black, long bristles on the upper mandible, joining the bristles of the lower mandible (if the bristles were brown and did not join the ones of the lower mandible, the character was considered absent).

Ventral region:

7.— Brown feathers in the breast and ventral region, excluding the feathers defined as "pectoral band" in the geographic variation study.
8.— White feathers in the same region.

Dorsal region between the wings:

9.— Wide, brown feathers with a white tip (Fig. 2: 4).
10.— Wide brown feathers (Fig. 2: 5).
11.— Long, thin feathers, brown, blackish or pied with different colors. All of them are different from those which typically appear in adults and correspond to the following character (Fig. 2: 6 and 7).
12.— Long, thin feathers, with a dark border, steel-gray center and white rachis and apex (Fig. 2: 8).

Wing:

13.— Uniform brown marginal coverts (Fig. 2: 1).
14.— Two-colored marginal coverts irregulary distributed (Fig. 2: 2).
15.— Small marginal coverts as in character 12 (Fig. 2: 3).
16.— Sharp second primary (when the border of the second primary is somewhat rounded, this character was considered lacking; Fig. 2: 9 and 10).

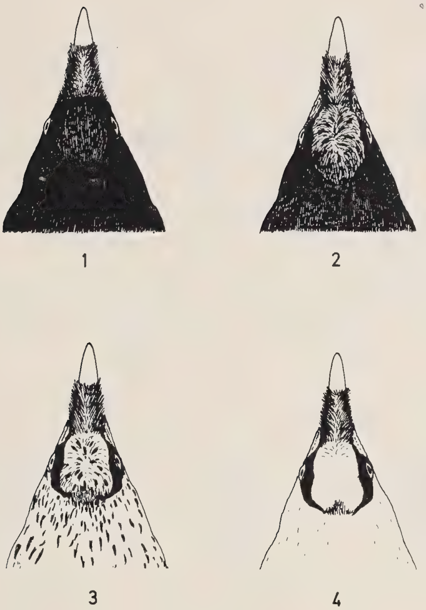


Fig. 1: Different patterns of plumage in the head region. 1: Only brown-blackish feathers are present in the crown, the occiput and the nape. The ”eyebrow” is not differentiated. 2: It differs from 1 by the presence of brown semiplumes in the crown and an incomplete dark-brown ”eyebrow”. 3: Brown semiplumes and white semiplumes in the crown. Brown-blackish feathers and white feathers in the occiput and the nape. Well differentiated black-coloured ”eyebrow”. 4: White semiplumes in the crown. White feathers in the occiput and the nape. ”Eyebrow” like 3.

Each of the states in the multistate characters was considered to operate as a two-state character, as follows:

Eyebrow: A thin fringe in the superciliary region formed by bristles. We distinguished three states:

17.— Without differentiated eyebrow (Fig. 1: 1).
18.— With an incomplete dark-brown colored eyebrow (Fig. 1: 2).
19.— Complete eyebrow, well differentiated, black colored (Fig. 1: 3 and 4).

Steel gray color in the web of the big scapulars and flight feathers. Three states can be distinguished:

20.— Lack of steel-gray color.
21.— Presence of steel-gray color but never covering more than 50 % of the vane.
22.— Presence of steel-gray color covering most of the vane.

The following measurements were taken of each specimen:

WL = Wing length with tape following the curvature
TL = Tail length from the base of the rectrices

FT = Length of the tarsus
BL = Beak length from the culmen
BC = Beak length from the cere

The tonality and pattern in different body areas was also examined and described.

For the biometric analysis we used data obtained from all the specimens, adults as well and young. We previously compared the average measurements of adults and young from the best represented population of the sample (Ethiopia) without finding significant differences among them, although adults are a little bigger (Student "t" test). Differences among males and females are not significant in wing, tarsus and tail, but females tend to be bigger. Both beak measurements of females are significantly larger than those of males ($p < 0.01$; Student "t" test) which has led us to do not consider these measurements because the size of the samples is not enough to analyse separately the geographic variation in each sex. Wing length on the other hand is significantly correlated with tail

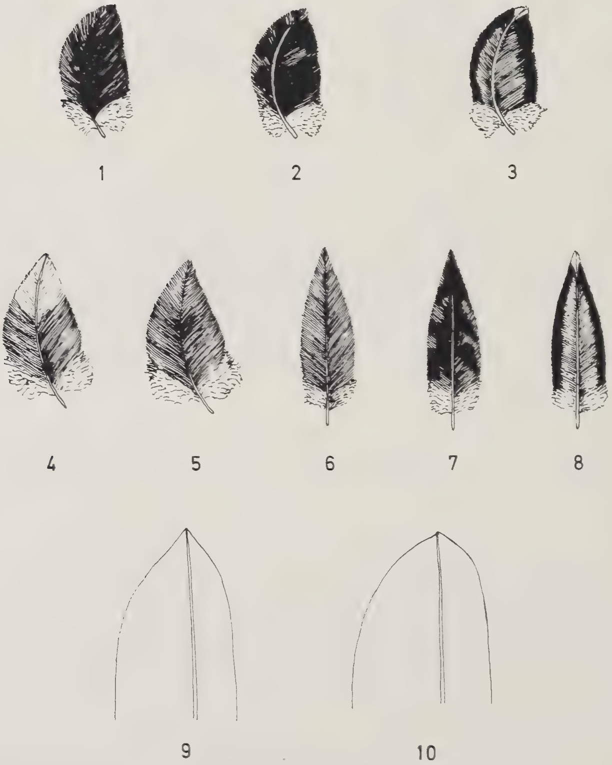


Fig. 2: Different types of feathers used as characters for the analysis of age variation. 1 to 3: small marginal coverts of the wing. 4 to 8: contour feathers of the back. 9 and 10: 2nd primary.

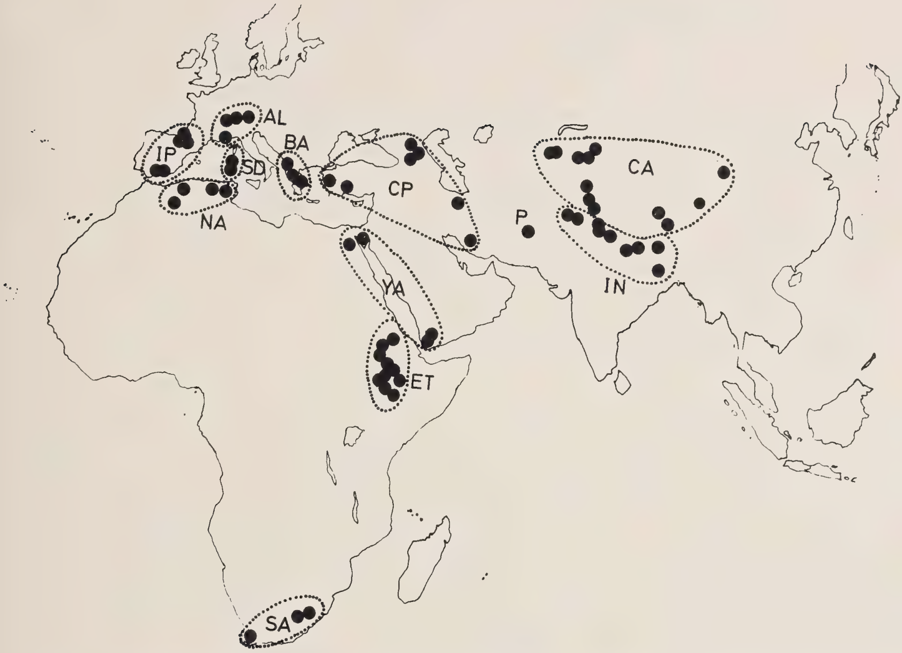


Fig. 3: Populations considered for the study of the geographic variation. Black dots represent localities. CA = Central Asia, IN = India, P = Pakistan, CP = Caucase—Persia, BA = Balkans, AL = Alps, SD = Sardinia, IP = Iberian Peninsula, NA = North Africa, YA = Yemen, ET = Ethiopia, SA = South Africa.

length (r = 0.885; N = 91; $p < 0.001$) and tarsus length (r = 0.462; n = 91; $p < 0.001$). We therefore use the wing length as an estimation of the animal's size.

The localities and the considered geographic limits of the populations are shown in Fig. 3. In all cases we have disregarded specimes which came from captivity. For the study of the patterns and color variation only adult specimens (types 14, 13 and 12 in Table 1 and Fig. 4) were considered.

Results

Sequence of plumages

The associations of characters that define the different types of plumages appear in the matrix of data (Table 1). Actually, the types so defined are nothing but phases in which the continuous process (which starts with the plumage of the juvenile that leaves the nest and becomes stable with adult plumage) has been interrupted by the death of the specimen. Therefore, we may assume that the phenetic similarity between types is a good indication of their proximity in the ontogenetic process.

Table 1: Presence (1) or absence (0) of each one ot the 22 considered characters in the 19 differentiated phenetic types of Bearded Vultures. N: number of specimens of each type.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	N
1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	33
2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2
3	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	5
4	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	5
5	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	22
6	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1
7	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	4
8	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1
9	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	6
10	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
11	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	14
12	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	102
13	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	4
14	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	3
15	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	14
16	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	3
17	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	3
18	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	3
19	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1

Similarity relations reveal the existence of four well-differentiated groups (Table 2 and Fig. 4). In order to understand the phenogram, it is necessary to consider that juveniles belong to type 1 when they leave the nest (according to various skins from specimens collected in the nest when they had already grown their feathers) and perfect adults belong to type 12. Then, the sequence of appearance of these four groups of plumage in the ontogeny of the Bearded Vulture would be A—B—C—D.

Group A includes type 1, that is juveniles which have not started to molt, and types 2, 3 and 4, which include juveniles which have started the contour molt (generally starting by the back) but still keep the first remiges, sharp and not steel-colored (Table 1). Group B includes specimens different from those of the previous group in that they have at least some of the flight feathers rounded and steel-colored. Besides, brown semiplumes have appeared in their heads and a brown eyebrow is visible. In this group are immatures which have already molted their flight feathers (remiges of the second plumage more rounded than those of the first one are typical in various species of eagles and vultures; Brown & Amadon, 1968, Houston, 1973); they are either finishing their first contour molt or starting the second. Group C includes immatures phenetically closer to adults than to juveniles. They are specimens which either have started the second molt of flight feathers or have already finished it, but are still molting contour feathers.

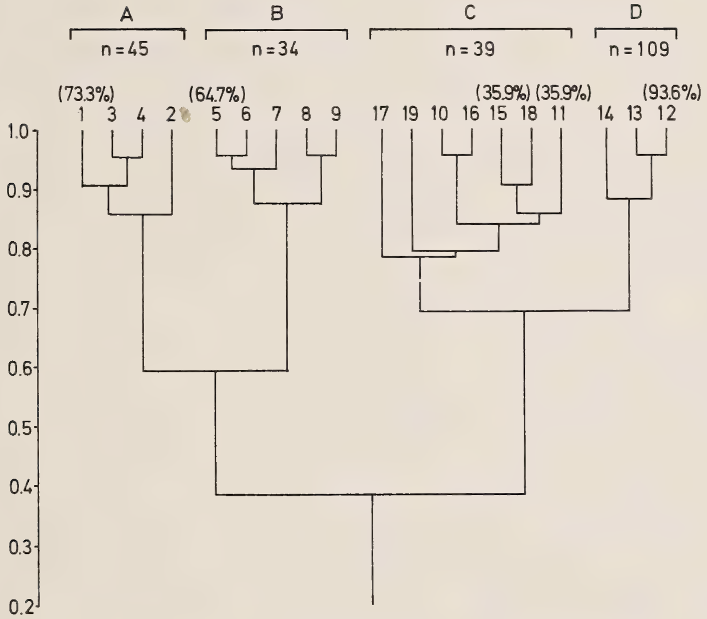


Fig. 4: Similarity dendrogram of the 19 phenetic types of bearded vultures as characterized in Table 1. Four guilds (A, B, C, D) are differentiated. N = number of specimens in each group. ( ) = percentage of individuals corresponding to the best represented type in each group.

Group D includes specimens with perfect adult plumage (type 12) or with adult plumage with slight vestiges of immature plumage (types 13 and 14). Type 13 differs from type 12 only in the presence of two-colored marginal coverts, which may be typical of the first adult plumage. As far as this is concerned, we must remember that Dementiev & Gladkov (1966) point out the presence of imperfections in the first adult plumage of Bearded Vultures. Types 13 and 14 probably correspond to specimens in their first adult plumage and type 12 to adults in subsequent plumages.

The higher frequency of certain types within their corresponding group (Fig. 4) may be due to different facts, namely:

(a) They represent a relative stabilization of the molting process (e.g. types 1 and 12, including juveniles which left the nest and adults).

(b) They comprise periods of time relatively longer than other types of the group in the molting process (type 5), or

(c) They typify the molting process more frequently followed by the species, as it seems to be the case of types 11 and 15.

Table 2: Similarity matrix of the 19 differentiated phenetic types of Bearded Vultures.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	1	.863	.909	.909	.636	.636	.545	.500	.500	.318	.227	.227	.182	.182	.182	.182	.454	.273	.318
2		1	.909	.818	.727	.682	.636	.545	.500	.318	.227	.227	.182	.182	.182	136	.454	.227	.318
3			1	.954	.682	.636	.591	.500	.545	.318	.227	.227	.182	.182	.182	.136	.454	.227	.318
4				1	.727	.682	.636	.545	.591	.364	.272	.272	.227	.227	.227	.182	.500	.272	.364
5					1	.954	.909	.818	.864	.500	.409	.227	.182	.272	.364	.364	.636	.454	.500
6						1	.954	.864	.909	.545	.454	.273	.227	.318	.409	.409	.682	.500	.545
7							1	.909	.864	.591	.545	.318	.273	.545	.545	.454	.727	.545	.500
8								1	.954	.682	.500	.318	.364	.454	.454	.545	.727	.636	.500
9									1	.636	.545	.273	.318	.409	.500	.500	.682	.591	.545
10										1	.818	.636	.682	.773	.864	.864	.864	.864	.727
11											1	.727	.772	.864	.864	.954	.773	.864	.818
12												1	.954	.864	.773	.773	.773	.682	.682
13													1	.909	.818	.818	.545	.727	.682
14														1	.909	.909	.636	.818	.773
15															1	.909	.773	.909	.864
16																1	.727	.818	.773
17																	1	.818	.773
18																		1	.864
19																			1

Determination of age

It can be assumed that:

(a) *Gypaetus barbatus* starts the molt of its first plumage approximately at the age of 12 months (Hiraldo et al., 1979).

(b) The first adult plumage appears between the age of 5 and 6 years.

(c) Molt of contour feathers last approximately 2 years and remiges a year (Menzbier in Houston, 1973).

(d) Contour molt starts before and finishes after that of the remiges, as we have seen above.

(e) We know also that a captive specimen which died at the age of three years belonged to type 5 and it was about to finish the first molt of flight feathers.

With this information it is possible to assign an approximate age to different types and/or groups in Fig. 4, as it is shown in Table 3.

Table 3: Approximate correspondence among absolute ages and plumage phases in the Bearded Vulture. See text for a description of phenetic types and groups.

Phenetic types	Guild	Aproximate age (months)
1	A	3—12
3,4,2	A	12—21
5	B	21—36
6,7,8,9	B	36—43
10,11,15,16,17,18,19	C	43—60
13,14	D	60—84
12	D	84

Geographical variation in wing length

The distribution of wing measurements in each population and other data of the specimens are given in Fig. 5. The data from Pakistan ($\bar{x} = 833.0$) have not been shown because of the small sample size ($N = 2$).

The largest individuals live in central Asia, the size gradually diminishing towards the south and west until the lowest values are reached in Ethiopia, ascending slightly in South Africa. The average wing length in central Asia differs significantly from all the others. In the remaining cases there is always one or more intermediate population which does not differ statistically from any other populations which are compared (Table 4).

The uniformity of size of the European and Asia Minor specimens is noteworthy, as is the transitional character of the Indian population (between those of central Asia and Caucase—Persia) and the North African population (between those of Europe and the others in Africa and Arabia) and the signifi-

Table 4: "t"test matrix for the average length of the wing. We refer to the populations as in Fig. 3. ( ) = sample size; +++ = $p<0.001$, ++ = $p<0.01$, + = $p<0.05$.

	CA (30)	IN (23)	CP (11)	BA (15)	AL (20)	SD (16)	PI (19)	NA (8)	YA (8)	ET (67)	SA (5)
CA	—	+++ 6.987	+++ 4.859	+++ 9.358	+++ 9.262	+++ 8.802	+++ 8.513	+++ 7.046	+++ 11.920	+++ 21.119	+++ 8.926
IN		—	1.164	++ 3.112	++ 2.776	++ 3.057	++ 2.952	++ 3.372	+++ 7.322	+++ 14.613	+++ 4.846
CP			—	.535	.299	.656	.657	1.657	++ 3.787	+++ 5.211	+ 2.506
BA				—	.428	.223	.225	1.604	+++ 4.830	+++ 9.316	+ 2.802
AL					—	.620	.608	1.868	+++ 5.246	+++ 10.379	++ 3.120
SD						—	.009	1.418	+++ 4.416	+++ 7.822	+ 2.543
PI							—	1.394	+++ 4.316	+++ 7.567	+ 2.495
NA								—	1.895	++ 2.970	.739
YA									—	.965	1.204
ET										—	+ 2.312
SA											—

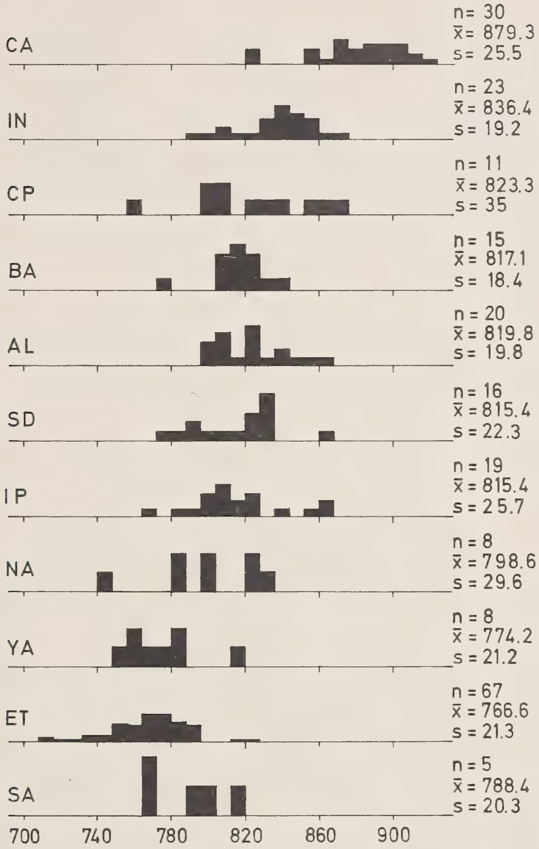


Fig. 5: Frequency of different wing lengths in each population. N: size of the sample, $\bar{x}$: average, s = standard deviation.

cantly larger size of the South African specimens compared to those of Ethiopia.

The gradation of variation and its direction suggest a latitudinal and/or climatic association. We have correlated the average wing length in each population with the average latitude of its area of distribution and with different climatic variables of this, and at the same time we relate these with each other (r_S, Spearman's rank correlation coefficient is used). The results appear in Table 5.

There is a strong negative correlation between wing length and minimum temperatures (average of the coldest month and absolute minimum average) and annual average temperature, and a moderate positive correlation between wing length and latitude. Granted that the four geo-climatic variables are in turn correlated significantly among themselves (which supposes a certain redundance in

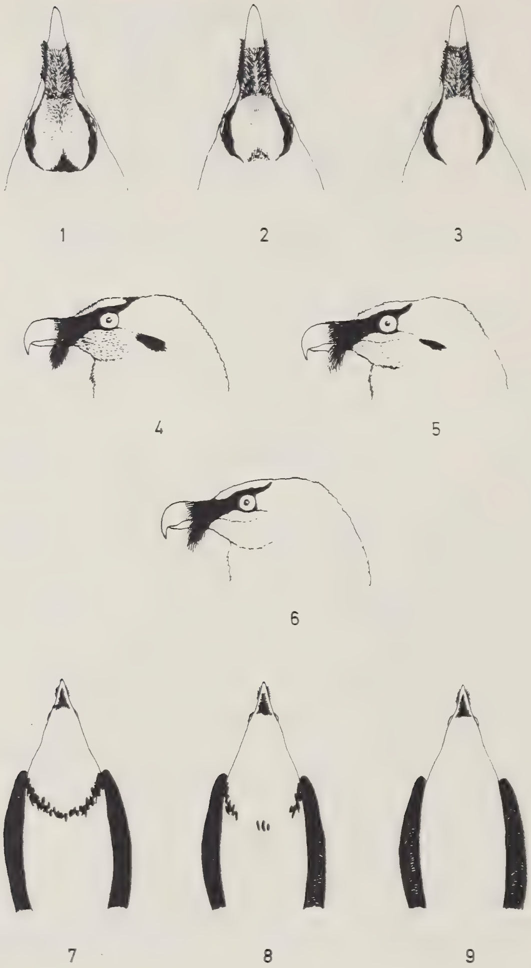


Fig. 6: Plumage patterns of adult Bearded Vultures used as characters for the study of the geographic variation. 1: Crown black and white, 2: crown dirty white, 3: crown completely white, 4: well developed ear tuft and numerous black filoplumes on the chin, 5: intermediate ear tuft and few black filoplumes on the chin, 6: absence of ear tuft and black filoplumes on the chin, 7: complete or almost complete pectoral band, 8: traces of pectoral band, 9: absence of pectoral band.

the previous results) and considering that the significant relation between average annual temperature and average of the absolute maximum temperature does not show as an influence of the latter on wing length, we are inclined to believe in the existence of a relationship of dependance between low temperatures and increase in size, according to Bergmann's rule.

Table 5: Correlation matrix of the average length of wing and some climatic variables. W = wing length; L = latitude; T = average annual temperature; M = average temperature of the warmest month; m = average temperature of the coldest month; Ma = average annual absolute maximum temperature; ma = average annual absolute minimum Temperature; P = average annual precipitation.

	W	L	T	M	m	Ma	ma	P
W	1	+ .598	+ + + —.866	—.266	+ + + —.934	—.503	+ + —.842	.009
L		1	+ —.682	—.318	+ + —.736	—.336	+ —.748	—.216
T			1	.527	+ + + .954	+ .712	+ + + .876	.039
M				1	.409	+ .742	.112	—.239
m					1	.524	+ + + .948	.048
Ma						1	.418	—.191
ma							1	.291
P								1

Geographical variation in plumage patterns

Crown (Fig. 6: 1, 2 and 3): We distinguished 3 states with regard to this feature: 1. — Back part of the crown completely white (Ww). 2. — Same area dirty white or slightly marked with black (W). 3. — Same area clearly black and white (BW).

The individuals from central Asia, India, Caucase—Persia, Balkans, Sardinia and Yemen are mostly black and white (BW) with regard to this character. Many of the specimens of the Alps are dirty white (W) which is the predominant state in the Iberian Peninsula and North Africa. The most frequent state in Ethiopia and South Africa is pure white (Ww) (Table 6). The transition that the populations of Iberia and North Africa represent between those of Eurasia and Eastern and South Africa ist therefore noteworthy. Also, the similarity between the adult specimens from the Yemen and the remaining specimens from Eurasia ist noticeable, all of these being clearly different from the Ethiopian specimens. This has already been mentioned by Bates (1939).

Table 6: Number of individuals with every pattern of design in each population. Crown: Ww = White, W = Dirty white, BW = Black and white. Ear tuft: 1 = Well developed, 2 = Little developed, 3 = Absent. Pectoral band: 1 = Complete, 2 = Intermediate, 3 = Absent. Breast and belly: 1 = Whitish, 2 = Reddish.

	Crown			Ear's tuft			Pectoral band			Breast & belly	
	Wa	W	BW	1	2	3	1	2	3	1	2
Central Asia	0	2	16	16	2	0	17	0	0	15	3
India	0	0	9	5	4	0	9	1	0	3	6
Caucase—Persia	0	0	5	4	1	0	3	2	0	4	1
Balkans	0	1	5	6	0	0	5	2	0	3	3
Alps	0	3	6	8	1	0	7	0	1	9	0
Sardinia	0	0	6	6	0	0	6	0	0	6	0
Iberia	0	4	2	3	3	0	2	5	0	3	3
North Africa	0	3	3	3	3	0	3	3	1	2	4
Yemen	0	0	2	1	1	0	2	0	0	0	2
Ethiopia	19	8	3	0	0	30	6	15	10	1	29
South Africa	3	1	0	0	0	4	0	3	0	1	3

Table 7: The number of the black filoplumes existing in an area of 3x3 cm on the chin. $\bar{x}$ = average number of filoplumes

	Number of specimes with black filoplumes 0	1—8	9—20	>20	$\bar{x}$	Range
Central Asia	0	0	7	5	20.3	15—33
India	1	0	1	8	22.6	0—34
Caucase—Persia	0	0	1	4	23.8	14—29
Balkans	0	0	2	4	16.5	9—26
Alps	0	0	2	5	24.9	18—29
Sardinia	0	0	1	5	25	19—33
Iberia	0	2	1	3	17.3	3—34
North Africa	2	0	2	1	12.2	0—22
Yemen	0	0	2	0	15	11—19
Ethiopia	28	2	0	0	0.1	0—2
South Africa	3	0	0	0	0	0—0

Black filoplumes on the chin (Fig. 6: 4, 5 and 6): As an estimation of the relative density of these filoplumes, we have counted the number of them in a 30 x 30 mm area on each individual chin. The results, grouped into populations, are shown in Table 7.

All the specimens from Eurasia except one (from India) show black filoplumes in the throat and, with the exception of two (from Iberia), there were always nine or more filoplumes in the area considered. Of the five specimens from North Africa, however, two lack these filoplumes, as is the case with practically all those of Ethiopia and South Africa. Again, the populations of Iberia and North Africa are forms of transition between those of Eurasia and Eastern and South Africa and the specimens from the Yemen are closer to the Eurasian than to the African.

Black tuft in the ear: We distinguished three states: 1. — Well developed tuft (Fig. 6: 4). 2. — Visible but little-developed tuft (Fig. 6: 5). 3. — No tuft (Fig. 6: 6).

The black tuft is missing in the Ethiopian and South African specimens, whereas it is always present in more or less developed state in all the others (Table 6). We must also point out that in spite of the small sample size, only the populations of the Balkans and Sardinia are totally homogeneous, all their specimens being included in a single category.

Pectoral band: We distinguished three states: 1. — Complete or almost complete pectoral band (Fig. 6: 7). 2. — Traces of pectoral band which do not amount to half of the potential length (Fig. 6: 8). 3. — No pectoral band (Fig. 6: 9). The distribution of the specimens into one or another category is shown in Table 6.

With the exception of Iberia, all the remaining Eurasian populations (including Yemen) have a greater number of specimens of type 1 than of both types 2+3 altogether. In Iberia and North Africa there is a tendency of the pectoral band to disappear, this being a striking feature in Ethiopia where only 19 % of the specimens are of type 1, while 32 % are of type 3.

Reddish color on throat, breast and belly: Although only individuals in captivity have really white lower parts, we can distinguish, among those collected in the wild, those with more or less reddish parts from those which are of a dirty white or creamy color. On this basis we have divided the specimens into two categories: 1. — With white lower parts. 2. — With reddish lower parts. The distribution of the individuals of the different populations into these categories is shown in Table 6.

In almost all the populations there are as many white individuals as red ones. Only those from restricted areas like Sardinia and the Alps, or from those where little material exists as in the Yemen, are homogeneous in this respect. In any case, this feature has little validity for the study of the geographic variation on a large scale, since Berthold (1967a, 1967b, etc) despite the vigorous opposition from Clancey (1968a, 1968b, etc), has demonstrated that the reddish tones come from iron oxide sticking to the feathers and so it can vary between closed localities according to the nature of the ground, meteorology, etc.

Geographical variation in other characters

Some characters which vary geographically are too subtle or require the use of sophisticated methods to be able to be given a quantitative estimate with reasonable objectivity. Such is the case with the tonality of the back and the feathering on the legs.

Tonality of the back. The back feathers of the Bearded Vulture are dark on the edges and a little lighter in the center, with a white or creamy rachis stretched over the apex and strongly contrasting with the rest. The width of the light central strip, the darkness of the edges and the whiteness of the rachis vary from population to population. The lightest individuals are found in central Asia and the darkest in Ethiopia and South Africa. In the first case the rachis is absolutely white, while in Ethiopia it is generally tinted a reddish color, the same as the feathers of the lower parts.

Feathering on the legs. The Eurasian specimens have a thicker, denser plumage than the African, a characteristic which is particularly evident on the legs. All the specimens from central Asia have thick plumage in the legs as far as the base of the toes, whereas on those from Ethiopia and South Africa the feathers of the distal parts of the legs were almost always missing.

Discussion

As for age variation, it must be considered that replacement of feathers requires, in the case of vultures, a great energetic expense. Therefore, the molting process may be considerably influenced by the availability of food. Correspondence among absolute ages and plumage phases shown in Table 3 must therefore be considered a mere approximation to reality.

All the morphological characteristics of *Gypaetus barbatus* considered in this study show gradual geographic variation, if we exclude the reddish color of the lower parts which varies in an irregular manner. In any case the extremes of variation are found in Asia and Ethiopia, the transition being established through North Africa and the Iberian Peninsula and not through Arabia and the Middle East. It is in size only that the Arabian specimens are like the Ethiopian, while all of these are similar to those of South Africa though a little smaller.

The negative correlation between the size of the animal and the annual average of minimum temperatures suggests a bioenergetic motivation according to the modern interpretation of the Bergmann's ecogeographical rule (Mayr, 1963, 1976, Kendeigh, 1969, James 1970). Various authors have offered evidence or arguments on the influence of other factors on the body size of homeothermic animals. Among these factors we could quote interspecific competition (Rosenzweig, 1966, Schoener, 1969, McNab, 1971, MacArthur, 1972, Cody, 1974), the size of the available food (Valverde, 1967, Schoener, 1969, McNab, 1971), the primary productivity as an estimation of the quantity of food available (Rosenzweig, 1968), etc. However these factors must have only a slight influence on the determination of body size of the Bearded Vulture, as it is practically lacking in competitors (Houston, 1973, König, 1976, Hiraldo, 1977), it eats carrion and live animals of very varied size (from small mammals and birds to large carcasses: Cano & Valverede, 1959, Terrasse & Terrasse, 1974, Dementiev & Gladkov, 1966, Newmann, 1969) and the clinal variation of its size does not correspond to gradual change of the food available. Consequently the application of Bergmann's rule to *Gypaetus barbatus* can be interpreted not only as an empirical fact, but also in the classical way, as the result of a selective pressure in favor of an optimal surface to volume ratio.

To determine the adaptative vàlue of the variation in pattern and coloring is much more difficult, specially considering that none of the quantitative estimations is correlated significantly with the different geo-climatic variables (r_S Spearman rank correlation coefficient). The differences of pattern between the specimens from the Yemen and Ethiopia, despite the geographic and climatic proximity of both regions, and the similarity between those of Yemen and the remaining from Eurasia, gives rise to considering a fairly stable genetic base for the characters considered. This would also explain the homogeneity of the Sardinia population, which most likely originates from a few invaders (founder effect) and its relative dissimilitude with the Iberian and North African populations, although they are geographically close and the climate is similar.

On the other hand, details of coloring or pattern norms apparently "neutral", as it is the case of some of the characters above discussed, can be simply incidental subproducts of genes which are kept in the gene pool to give rise to other physiological advantages (Mayr, 1963), being these unknown for us.

As for the characteristics which have not been quantitatively estimated, it seems to be logical to relate the density of the plumage with the temperature, since the individuals with less plumage on the leg are found in Africa. The lighter tonality of the central Asia specimens (cold, dry climate) and the darker tonality of the African (warm climate) could perhaps be considered in the light of the debated and not well-explained rule of Gloger (Mayr, 1963).

If as we presumed the Bearded Vultures of Arabia are genetically closer to the Asian than to the African, we are forced to deduce that either size is a very plastic characteristic, or the selective pressure of the temperature on size is much stronger than the pressure suffered by the remanining characteristics studied. Recent and diverse studies effectively show the great influence of non-genetic factors on size and body proportions, i.e. the experiments of Weaver & Ingram (1969) with pigs from the same litter but raised at different temperatures, whose phenotypes respond to the rules of Bergmann and Allen. Selander (1971) quotes in the same manner various cases of variation in wing length of some birds motivated by climatic or trophic factors.

Acknowledgments

We are very grateful to the directions and the ornithological staffs of the visited scientific institutions, cited in the section "Material and methods". Our sincere gratitude also to Mr. E. Collado, Dr. J.M. Rubio and Dr. F. Amores for their helpful support and to Dr. Wilbur for the revision of the first English version of the manuscript.

Summary

Biometry and plumage variation of 252 study skins of Bearded Vulture are analysed. Young specimens are dark and require two moultings before they acquire an imperfect adult plumage, which happens at the age of about 5 years. The intermediate, immature plumage is similar to that of the young, from which it basically differs in the type of back feathers, the appearance of brown semiplumes on the head and an increase of steel grey tones on the flight feathers. An approximate correspondence among absolute ages and plumage phases is shown in table 3. Geographical variation is noticeable. Size differs clinally, following Bergmann's eco-geographical law. The largest specimens are those of Central Asia and the smallest those of Ethiopia. As far as plumage is concerned, the neatest patterns are to be found in Southern and Eastern Africa, while in Asia blurring in the patterns is more common. The transition between these two extremes is to be found

in the Iberian Peninsula and Northern Africa, and not in the Yemen, as might be expected.

Zusammenfassung

Biometrie und Gefiederunterschiedlichkeiten des Lämmergeiers werden untersucht. Die Untersuchungen wurden an 252 Exemplaren aus verschiedenen Museumssammlungen durchgeführt. Juvenile Lämmergeier sind dunkel und wechseln das Gefieder zweimal, bevor sie ein noch unvollkommenes adultes Gefieder erreichen, was im allgemeinen im 5. Lebensjahr stattfindet. Das unfertige Zwischengefieder ist dem des juvenilen Geiers ähnlich, von dem es sich hauptsächlich durch die Art der Rückenfedern, das Erscheinen von braunen flaumartigen Federn auf dem Kopf und Verstärkung des stahlgrauen Tones der Federn auf den Schwingen unterscheidet. In Tabelle 3 wird das ungefähre Verhältnis zwischen absolutem Alter und Gefiederphasen dargestellt. Die geographischen Unterschiede sind beachtenswert. Die Größe schwankt klinal und folgt dem ökogeographischen Gesetz Bergmanns. Die größten Exemplare kommen in Zentralasien, die kleinsten in Äthiopien vor. Am deutlichsten ist die Zeichnung bei den Lämmergeiern aus Äthiopien und Südafrika, am undeutlichsten bei denjenigen aus Asien. Der Übergang zwischen diesen beiden Extremen findet auf der Iberischen Halbinsel und in Nordafrika statt und nicht, wie angenommen werden könnte, in Yemen.

Literature

Bates, G.L. (1939): On the *Gypaetus barbatus* in Yaman with wing measurements of the specimens from various countries. — Ibis, ser. 14, 2: 146—148.

Berthold, P. (1967a): Über Haftfarben bei Vögeln: Rostfärbung durch Eisenoxid beim Bartgeier (*Gypaetus barbatus*) und bei anderen Arten. — Zool. Jb. Syst. 93: 507—595.

— (1967b): On adherent colours of the plumage. — Bull. Br. Ornithol. Club 87: 89—90.

Boswall, J. (1970): Age of acquiring adult plumage in *Gypaetus barbatus.* — Bull. Br. Ornithol. Club 90: 120.

Brown, L.H., & D. Amadon (1968): Eagles, hawks and falcons of the world. — Country Life Books, Wisbech, Cambs.

Cano, A., & J.A. Valverde (1959): Notas sobre el Quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* en la Sierra de Cazorla. — Ardeola 5: 121—126.

Clancey, P.A. (1968a): The ventral colouring of the Lammergeyer. — Bokmakierie 20: 36—37.

— (1968b): Letters. — Bokmakierie 20: 102—103.

Cody, M.L. (1974): Competition and the structure of bird communities. — Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

Dementiev, G.P., & N.A. Gladkov (1966): Birds of the Soviet Union. Vol. I. — Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem.

Glutz von Blotzheim, U., K. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 4: Falconiformes. — Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Hartert, E. (1912—1921): Die Vögel der paläarktischen Fauna II. — Friedländer, Berlin.

Heinroth, O., & M. Heinroth (1967): Die Vögel Mitteleuropas. Vol. II. — Deutsch, Frankfurt am Main & Zürich.

Hiraldo, F. (1977): El Buitre Negro (*Aegypius monachus*) en la Península Ibérica. Población, biología general, uso de recursos e interacciones con otras aves. — Ph. D. Thesis, University of Sevilla, Spain.

— , M. Delibes & J. *Calderón* (1979): El Quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* (L.). Sistemática, taxonomía, biología, distribución y protección. — M^{o} de Agricultura. ICONA. Monografías 22. Madrid.
Houston, D.C. (1973): The ecology of the Serengeti vultures. — Ph. D. Thesis, University of Oxford, England.
James, F.C. (1970): Geographic size variation in birds and its relationship to climate. — Ecology 5: 365—390.
Kendeigh, S.C. (1969): Tolerance of cold and Bergmann rule. — Auk 86: 13—25.
König, C. (1976): Inter- und intraspezifische Nahrungskonkurrenz bei Altweltgeiern (Aegypiinae). — J. Ornithol. 117: 297—316.
MacArthur, R.H. (1972): Geographical ecology: patterns in the distribution of species. — Harper & Row, New York.
Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
— (1976): Geographical character gradients and climatic adaptation. — In: Mayr, E.: Evolution and the diversity of life, 211—217. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts & London.
McNab, B.K. (1971): On the ecological significance of Bergmann's rule. — Ecology 52: 845—854.
Newmann, K. B. (1969): Some notes on the feeding habits of the Lammergeyer *Gypaetus barbatus.* — Bokmakierie 21: 84—87.
Rosenzweig, M.L. (1966): Community structure in sympatric carnivora. — J. Mammal. 97: 602—612.
— (1968): The strategy of body size in mammalian carnivores. — Am. Midl. Nat. 80: 299—315.
Schoener, T.W. (1969): Models of optimal size for solitary predators. — Am. Nat. 103: 277—313.
Selander, R.K. (1971): Systematics and speciation in birds. — In: Farner, D.S., & J.R. King (Eds.): Avian biology, Vol I, 57—147. Academic Press, New York & London.
Sneath, P.H.A., & R.R. Sokal (1973): Numerical taxonomy. — Freeman, San Francisco.
Swann, H.K. (1945): A monograph of the birds of prey (Order Accipitres). Vol. II. — Wheldon & Wesley, London.
Terrasse, J.F., & M. Terrasse (1974): Comportement de quelques rapaces nécrophages dans les Pyrénées. — Nos Oiseaux 356: 289—299.
Valverde, J.A. (1967): Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. — Mon. Est. biol. Doñana. I. CSIC, Madrid.
Vaurie, Ch. (1969): The birds of the Palearctic fauna. Non Passeriformes. — Witherby, London.
Weaver, M.E., & D.L. Ingram (1969): Morphological changes in swine associated with environmental temperature. — Ecology 50: 710—713.

Authors' addresses: Drs. M. Delibes & J. Calderón, Estación Biológica Doñana, C.S.I.C., Apdo. 1056, 41013 Sevilla, Spain; Dr. F. Hiraldo, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Castellana 80, 28046 Madrid, Spain.

Comments on the taxonomy of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758)

by

FERNANDO HIRALDO, MIGUEL DELIBES and JUAN CALDERÓN

Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid and Sevilla

Taxonomy must reflect the results of systematic analysis. Thus, the taxonomy of the Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) should be revised following the study of Delibes et al. (1984) on the geographic variation of this species.

The taxonomy of the Bearded Vulture is confused. Up to five subspecies have been recognized, with the following distribution (Swann 1945):

— *G. b. barbatus* (Linnaeus, 1758), North Africa and Arabia;
— *G. b. grandis* Storr, 1784, later named by the priority rule *G. b. aureus* (Hablizl, 1783), Western Asia and Europe;
— *G. b. hemachalanus* Hutton, 1838, India and Himalaya;
— *G. b. altaicus* Sharpe, 1874, central Asia;
— *G. b. meridionalis* Keyserling & Blasius, 1840, Eastern and South Africa.

Other authors have recognized only three or four subspecies. Dementiev & Gladkov (1966) combined *altaicus* with *hemachalanus.* Vaurie (1965), Brown & Amadon (1968), and Glutz von Blotzheim et al. (1971) combined *altaicus, hemachalanus,* and *aureus.* Specimens from Egypt and Yemen (Arabia) have been classed as *aureus, barbatus,* and *meridionalis* by various authors.

The diagnostic features generally used for subspecific differentiation of the Bearded Vulture are:

— *barbatus*: smaller than *aureus*, lacking the black pectoral band, and with fewer black filoplumes in the chin and throat;
— *aureus*: with a black pectoral band more or less interrupted, with black filoplumes on chin and throat, and usually somewhat larger than *barbatus*;
— *hemachalanus*: like *aureus*, but larger;
— *meridionalis*: smaller than the nominate subspecies, with no black pectoral band, and with featherless legs;
— *altaicus*: larger and lighter-colored than *hemachalanus.*

Because most of the characters used are imprecise, they are of little value for identification of individual specimens, unless large series are available for comparison. Characters such as the pectoral band show great intrapopulation variability (Delibes et al. 1984), and are of no diagnostic value. This induces us to propose here a new subspecific classification for the Bearded Vultures.

Material and methods

The specimens, sources, and data used are described in Delibes et al. (1984). Each population described in that paper has been considered an operative taxonomic unit (OTU). We compared separately the average body size (represented by the wing length) and the relative frequency of each type of plumage pattern (of the crown, pectoral band, ear tufts, and chin) in each OTU. Similarity among OTUs was calculated with Gower coefficient S_G, the similarity matrix being examined by a multivariate classification analysis UPGMA to obtain the corresponding phenogram (Sneath & Sokal 1973). Those segregated by a similarity under 0.75 were considered as separate groupings.

Results and discussion

The phenogram based on wing length distinguishes three groups (Fig. 1) that would correspond to the subspecies *altaicus* (central Asia), *aureus* (Indian to the Iberian Peninsula, excluding Yemen), and *barbatus—meridionalis* (all other populations including Yemen). However, because size variation appears to be clinal and related to temperature (Delibes et al. 1984), it is unsuitable as a measure of subspecific variation (Vaurie 1965, Mayr 1969, Selander 1971).

From the phenogram based on plumage patterns, three phenetic groups can be distinguished (Fig. 2) that correspond to the subspecies *aureus* (Eurasia, including Yemen but excluding the Iberian Peninsula), *barbatus—aureus* (North Africa and the Iberian Peninsula), and *meridionalis* (Ethiopia and South Africa). Bates (1939) had previously pointed to similarities between specimens from Yemen and those from the rest of Eurasia, and Lavauden (1924) noted the presence in North Africa of individuals with a plumage pattern similar to that of the European specimens.

Although three subspecies of *Gyapaetus barbatus* could be differentiated on the basis of plumage, the differences between specimens in the group *"aureus"* and those of the group *"barbatus"* are not well defined enough to make possible the certain classification of individual specimens. In contrast, specimens in the group *"meridionalis"* can always be separated from those of the other groups. For example, any individual specimen lacking ear tufts certainly belongs to the population of Ethiopia or South Africa. Consequently, we propose a classification of the Bearded Vultures that distinghuishes only the two subspecies which appear segregated in the phenogram (Fig. 2) by a similarity under 0.4:

— *G. b. barbatus* (Linnaeus, 1758) Syst. Nat. ed. 10, p. 87, ex Edwards "Africa" = Santa Cruz, near Oran, Algeria, fide Hartert: includes all the Bearded Vultures of Eurasia and North Africa.

— *G. b. meridionalis* Keyserling & Blasius, 1840, Wirbelth. Europ. p. XXVIII, South Africa: includes the Bearded Vultures of Eastern and Southern Africa.

The main features of *meridionalis* which distinguish it from the nominate subspecies are its small size, absence of black ear tufts, absence of black filoplumes

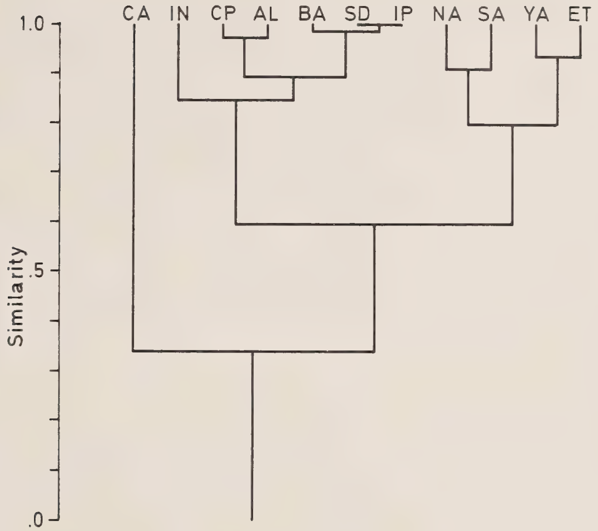


Fig. 1: Phenogram of UPGMA clustering based on the average wing length in each population, as defined by Delibes et al. (1984). CA = Central Asia, IN = India, CP = Caucase—Persia, AL = Alps, BA = Balkans, SD = Sardinia, IP = Iberian Peninsula, NA = North Africa, SA = South Africa, YA = Yemen, ET = Ethiopia.

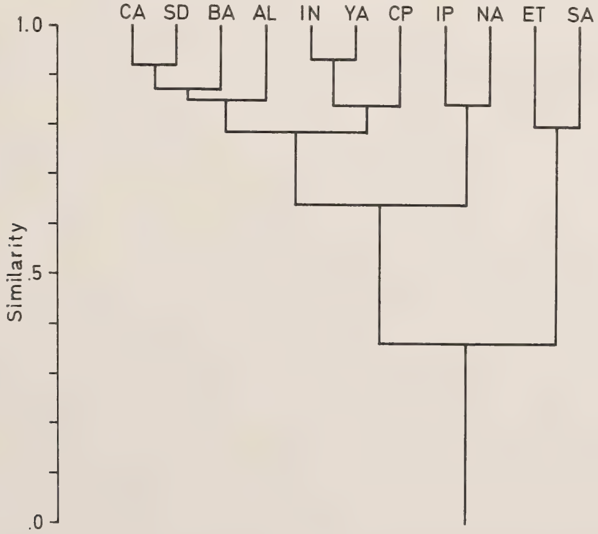


Fig. 2: Phenogram of UPGMA clustering based on the relative frequency of each type of plumage pattern in the crown, the pectoral band, the ear tuft and the chin, in each population. References as in Fig. 1.

on the chin, interciliar region (crown) of pure color or only slightly spotted, pectoral band usually absent or incomplete, darker back, and featherless legs. The most useful character is the absence of black ear tufts, which allowed us to distinguish 100 % of the examined adult specimens (69 *barbatus* and 34 *meridionalis*).

Some variation within subspecies occurs. In *barbatus* the average size diminishes clinally southward, with maximum sizes in central Asia and minimum sizes in Yemen. The plumage patterns also vary somewhat. We discerned no geographic variation in plumage patterns of *meridionalis*, but the South African sample is small. South African specimens average larger than Ethiopian ones.

Summary

Following the paper of Delibes et al. (1984) about the geographic variation in the Bearded Vulture, we propose a new classification of the species that distinguishes only two subspecies: *G. b. barbatus*, including all the Bearded Vultures of Eurasia and North Africa and *G. b. meridionalis*, that includes those of East and South Africa, the most useful diagnostic character being the absence of black ear tuft in *meridionalis.* Clinal size variation is considered an unsuitable measure for subspecific analysis.

Resumen

Siguiendo al artículo de Delibes et al. (1984) sobre la variación geográfica en el Quebrantahuesos, proponemos una nueva clasificación de la especie, diferenciando solamente dos subspecies: *G. b. barbatus*, incluyendo los ejemplares de Eurasia y el norte de Africa, y *G. b. meridionalis*, que incluye los de Africa Oriental y Meridional. El principal carácter para diferenciar ambas subspecies es la ausencia de mechón negro en la oreja de *meridionalis.* La variación clinal del tamaño es considerada poco valiosa para el análisis subespecífico.

Zusammenfassung

Im Anschluß an den Artikel von Delibes et al. (1984) über die geographische Verschiedenheit beim Lämmergeier schlagen wir eine neue Klassifizierung der Art vor, die nur zwei Unterarten vorsieht: *G. b. barbatus*, die alle Lämmergeier Eurasiens und Nordafrikas einschließt, und *G. b. meridionalis* für diejenigen Ost- und Südafrikas. Das Hauptmerkmal, das diese beiden Unterarten unterscheidet, ist das Fehlen des schwarzen Haarbüschels im Ohr bei *G. b. meridionalis.* Der klinale Größenunterschied wird für die Klassifizierung der Unterarten als nicht maßgebend angesehen.

Literature

Bates, G.L. (1939): On the *Gypaetus barbatus* in Yaman with wing measurements of the specimens from various countries. — Ibis, ser. 14, 2: 146—148.

Brown, L.H., & D. Amadon (1968): Eagles, hawks and falcons of the world. — Country Life Books, Wisbech, Camps.

Delibes, M., F. Hiraldo & J. Calderón (1984): Age and geographic variation in the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* (Linnaeus, 1758). — Bonn. zool. Beitr. 35: 71—90.

Dementiev, G.P., & N.A. Gladkov (1956): Birds of the Soviet Union. Vol. I. — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Glutz von Blotzheim, U., K. Bauer & E. Bezzel (1971): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Vol. 4: Falconiformes. — Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt am Main.

Lavauden, L. (1924): Voyage de M. Guy Barbault en Tunisie: Oiseaux. — Imp. B. la Rougery, Paris.

Mayr, E. (1969): Principles of systematic zoology. — McGraw-Hill, New York.

Selander, R.K. (1971): Systematics and speciation in birds. — In: Farner, D.S., & J.R. King (Eds.): Avian biology, Vol. I, 57—147. Academic Press, New York & London.

Sneath, P.H.A., & R.R. Sokal (1973): Numerical taxonomy. — Freeman, San Francisco.

Swann, H.K. (1945): A monograph on the birds of prey (Order Accipitres). Vol. II. — Wheldon & Wesley, London.

Vaurie, C. (1965): The birds of the Palearctic fauna. Non Passeriformes. — Witherby, London.

Authors' addresses: Dr. F. Hiraldo, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Castellana 80, 28046 Madrid, Spain; Drs. M. Delibes and J. Calderón, Estación Biológica Doñana, Apdo. 1056, 41013 Sevilla, Spain.

Der Rostbürzel-Steinschmätzer, *Oenanthe xanthoprymna* (Hemprich & Ehrenberg 1833), als neuer Brutvogel im östlichen Anatolien (Türkei)

von

H. KUMERLOEVE, M. KASPAREK und K.-O. NAGEL

Seit dem nahezu 25 Jahre zurückliegenden ersten Versuch einer Gesamtübersicht über die Avifauna der Türkei (Kumerloeve 1961) hat deren Erforschung, nicht zuletzt im Zuge des in den 1960er Jahren einsetzenden Ornithotourismus, ein ungemein eindrucksvolles Ausmaß erreicht, das durch zahlreiche Einzelpublikationen und insbesondere auch durch die 1966—1975 erschienenen 4 „Bird-Reports"-Bände der vormaligen „Ornithological Society of Turkey" sowie die bisher nachfolgenden 5 „Sandgrouse"-Bände der erfreulich aktiven „Ornithological Society of the Middle East" und ergänzenden Bulletins belegt wird. Dabei ließen sich bei nicht wenigen Arten Brutareal- und Bestandsveränderungen erkennen: teils einen mehr oder minder auffälligen Rückgang, u. U. bis fast zum Verschwinden, teils umgekehrt eine räumliche Ausweitung im wesentlichen westwärts betreffend. Als Beispiele seien hier *Chettusia leucura*, *Oenanthe isabellina*, *Prunella ocularis*, *Hippolais languida*, *Passer moabiticus*, *Serinus pusillus*, *Carpodacus erythrinus*, *Rhodopechys sanguinea*, offenbar auch *Rh. obsoleta*, *Charadrius leschenaultii* u.a. genannt (Géroudet 1963, Kumerloeve 1966, 1967, 1970a, 1970b, 1975, Lehmann 1971).

In diesem Zusammenhang verdienen die zunehmenden Nachweise des Rostbürzel- oder Rotschwanz-Steinschmätzers — nach Wolters besser Rostbürzelschmätzer — wachsende Beachtung: betreffen sie doch eine Species, die vor relativ kurzer Zeit noch als Irrgast auf türkischem Staatsgebiet galt (Kumerloeve 1975). Inzwischen wurde sie — offenbar bereits in den späteren 1970er Jahren, mindestens aber seit 1981 — verschiedenenorts als Brutvogel angetroffen.

Besonderes Gewicht kommt hierbei dem zum Verwaltungsbereich Adiyaman/Kâhta gehörenden Gipfelgebiet des Nemrut Daği¹) zu, der vormals für die kommagenische Königsdynastie eine hohe Bedeutung besaß (Dörner 1981). Zwischen 12. und 15. Mai 1969 (also zur annehmbaren Brutzeit) beobachtete hier Kumerloeve in schwierigem Hanggelände oberhalb der kurdischen Siedlung Eski Kâtha scheue Steinschmätzer mit rückseitig stumpfröstlicher Färbung, offenbar 1 oder 2 ♂ und mindestens 1 ♀, — um so auffälliger, da ihm ebenda

---

¹) Nicht zu verwechseln mit dem gleichnamigen Berg westlich des Van Gölü (cf. Kumerloeve 1967).

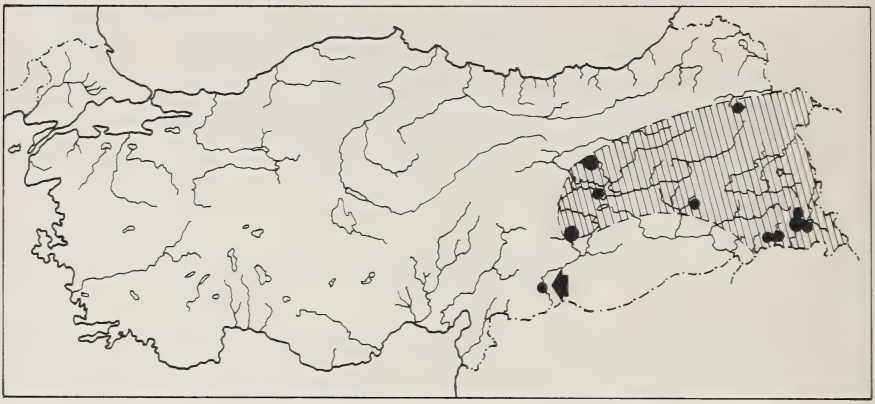


Abb. 1: Verbreitung von *Oenanthe xanthopryma* in der Türkei. Der Pfeil weist auf einen mutmaßlichen Durchzügler hin.

Mitte Juli 1968 nichts Vergleichbares aufgefallen war. Da mangels Jagdwaffe kein Balgbeleg erbracht werden konnte und er erst viel später von Vielliards türkischem Erstnachweis am 5. August 1967 und Warnckes Feststellung vom 4. April 1969 (also nur wenige Wochen früher) Kenntnis erhielt, blieb dieser Nemrut-Erstnachweis zurückgestellt (zumal dieses Gebiet nicht auf der Route seiner späteren Anatolienreisen lag). Fast an gleicher Stelle, nur noch näher zum Gipfel des Nemrut hin wurde die Art am 3. Mai 1980, also 11 Jahre danach, von Koch & Wittenberg in 4 Exemplaren (3 ♂, 1 ♀) wiedergefunden und am 4. September desselben Jahres von Braun & Kasparek relativ häufig angetroffen. Die Vermutung, daß dieser Gebirgsbereich demnach seit (mindestens) 1969 als mehr oder minder vom Rostbürzel-Steinschmätzer besiedelt gelten kann, dürfte um so näher liegen, als Mertens am 12. Juli 1981 drei Paare mit flüggen Jungen unmittelbar bei den antiken Steinskulpturen des Gipfels antraf. Ein Anfang September 1980 von Kindern mittels Steinschleuder erbeutetes Exemplar (von Dr. J. Haffer als *Oenanthe xanthoprymna xanthoprymna* ♂ bestätigt), als türkischer Erstbeleg von Kasparek dem Museum A. Koenig am 10. Februar 1981 überwiesen, konnte leider nicht mehr konserviert werden. Noch eindrucksvoller erwiesen sich die Nachweise 1982: am 19. Juni durch Kasparek mit Belegphoto eines von Einheimischen aus dem Nest genommenen noch nicht flüggen Jungvogels, am 23. September durch Haas, dessen Bestandsschätzung bis zu 60 Stück betrug, und durch Kinzelbach & Nagel, die am 28. September 3 ♂ und mehrere ♀ und juv. notierten. Wenn auch rund 100 km weiter südwestlich, dürfte hier auch die Angabe von Hüni über ein bei Halfeti/Euphrat am 12. April beobachtetes Stück zu erwähnen sein, obwohl nur Durchzug anzunehmen ist. Von 1983 wurden mehrere Nachweise am 26. Mai auf dem Nemrut Daği bekannt (Bezzel); weitere dürften zu erwarten sein. [Nachtrag: Ebenda hatte im Mai 1982 auch J. Boessneck ein ♂ angetroffen.]

Recht bemerkenswert scheint, daß etwa 170/180 km nördlich hiervon in den Munzur Dağlari ein vergleichbares „Zentrum" der Ansiedlung von *Oenanthe xanthoprymna* existiert. Wie erwähnt gelang dort Vielliard (1975) bei Ovacik am 5. August 1967 die Erstfeststellung für die Türkei: möglicherweise ein Durchzügler, vielleicht aber auch mehr? Denn am 18. September 1972 konnte Harrison ebenda 3 Steinschmätzer dieser Species beobachten, desgleichen weiter südwärts bei Aşvan (NW Elaziğ) am 11. September 1 ♀. Und v. Bechtolsheim bestimmte mit Sicherheit am 19./20. August 1982 ebenfalls bei bzw. westlich Ovacik ein Paar und ein einzelnes ♂ dieser Art. Weitere gezielte Nachsuche ist deshalb wünschenswert.

Relativ gehäuft liegen schließlich bisher auch Nachweise aus dem gebirgigen Hakkâri im äußersten Südosten des Staatsgebietes vor. Erstmals konnte hier Kaniß im August 1972 die Art in mehreren Gipfelzonen nachweisen, wie aus seinem Farbdia-Vortrag bei der „Ornithologischen Gesellschaft in Bayern" 1973 hervorging (keine näheren Angaben, da Michael Kaniß wenig später tödlich verunglückte). Kumerloeve (1969) war sie hier im Juni 1968 nirgends aufgefallen. Nachdem Warncke (1978) am 17. Mai 1975 offensichtlich ein Brutpaar auf einem Berghang westlich der Stadt Hakkâri beobachten und photographieren konnte, notierten Allday, v. Brederode & Prendergast am 16. Juni 1978 1 ♀ ca. 10 km nördlich der Stadt (Çölemerik), am 17. Juni 2 ♂ und 5 ♀ (von denen eines Futter trug) ca. 6 km südlich und am 18. Juni 1 ♂ ca. 4 km südlich der Stadt. Helbig (1984) sah 1981 am 8. August zwei Paare westlich des Suvarihalil Geçidi(Paß) zwischen Uludere und Stadt Hakkâri (Çölemerik) und bestätigte deren Brüten, ferner 6 Exemplare am 9. August östlich von Uludere. Auch hier ist intensive Nachsuche geboten. Nicht viel weiter WNW beobachtete Warncke (1972) am 4. April 1969 einen Rostbürzel-Steinschmätzer bei Kozluk[2]), — wie bereits erwähnt der Zweitnachweis für die Türkei.

Als ganz außerhalb dieser (drei) Bereiche liegend kann nur die Feststellung am 24. Juli 1969 (also nur zwei Monate nach jener am Nemrut Daği) beim nordostanatolischen Eleşkirt östlich von Erzurum (Madge 1972) hervorgehoben werden.

Vergleicht man diese bisherigen Nachweise auf türkischem Staatsgebiet (cf. Abb. 1) mit der kürzlich erschienenen Übersicht der Artverbreitung (Loskot & v. Vietinghoff-Scheel 1978), so fällt auf, daß zwischen den bisher erkannten anatolischen Brutplätzen und jenen in der UdSSR, im Iran und weiter östlich ein kaum begreiflicher „Leerraum" zu bestehen scheint. Besonders gilt dies, wenn — wie Loskot behauptet und deshalb von der deutschen Bearbeiterin v. Vietinghoff-Scheel übernommen werden mußte — alle Angaben z. B. von Dementiev (1937), Ivanov (1941), Dahl & Sosnin (1947), Dahl (1954), Gladkov (1954), Stepanjan (1978) u. a. sich als irrig erweisen sollten. Eine kaum glaubhafte Annahme. Aber selbst wenn *Oenanthe xanthoprymna* im Grenzbereich der UdSSR und des Iran als Brutvogel gelten kann, scheint der räumliche Abstand von dort bis zu den genannten Nistbiotopen Nemrut Daği (Vilayet Adyaman) und Munzur Dağlari überraschend groß. Hat die Art ihn wirklich derart „übersprungen", oder ist sie anderswo übersehen bzw. nicht erkannt worden? Man möchte wünschen, daß es hierüber in absehbarer Zeit weitere Erkenntnisse geben wird.

---

[2]) Jenseits der südlichen Staatsgrenze wurde am 12. November 1982 beim syrischen Damaskus 1 Rostbürzel-Steinschmätzer beobachtet und gesammelt (Baumgart mündlich, fide v. Vietinghoff-Scheel in litt. 11. VII. 1984).

Für Überlassung ihrer Beobachtungsdaten danken die Autoren herzlich den Herren P.S.A. Allday (London), M. v. Bechtolsheim (Mainsondheim), Dr. E. Bezzel (Garmisch-Partenkirchen), Ch. Haas (Mannheim), M. Harrison (Newburn), Prof. Dr. R. Kinzelbach (Darmstadt), Dr. N. Koch (Malsch), R. Mertens (Wipperfürth) und J. Wittenberg (Hamburg), dazu Herrn Dr. J. Haffer (z. Zt. Kairo, vormals Teheran) für freundliche Bestätigung des Nemrut-Belegstücks. Und besonderer Dank gilt der „Atlas"-Mitarbeiterin Frau v. Vietingoff-Scheel (Berlin) für wertvolle Information.

Schrifttum

Dahl, S.K. (1954): Sivotnij mir Armjanskoj SSR. I. — Erevan.

— & G.V. Sosnin (1947): Opredelitelj ptic Armjanskoj SSR. — Erevan.

Dementiev, G.P. (1937): Polnyj opredelitelj ptic SSSR. — Moskva, Leningrad.

Dörner, F.K. (1981): Kommagene. Götterthrone und Königsgräber am Euphrat. — Bergisch-Gladbach.

Géroudet, P. (1963): Le Serin nain *Serinus pusillus* (Pallas) et le Roselin cramoisi *Carpodacus erythrinus* (Pallas) à l'Ulu Dag (Turquie). — Alauda 31: 241—245.

Gladkov, N.A. (1954): Pticy Sowjetskogo Sojusa 6. — Moskva.

Härms, M. (1925): Über *Oenanthe xanthoprymna* (Hempr. & Ehrb.) — Jl. Ornith. 73: 390—394.

Helbig, A. (1984): Bemerkenswerte ornithologische Beobachtungen in der Türkei im Sommer 1981. — Bonn. zool. Beitr. 35: 57—69.

Hüni, M. (1982): Exkursion der ALA in die Südosttürkei, 3.—17. April 1982. — Ornith. Beob. 79: 221—223.

Ivanov, A.J. (1941): *Oenanthe chrysopygia* de Fil. & *Oe. xanthoprymna* Hempr. & Ehrb. — Bull. Acad. Sci. USSR Ser. Biol. 3: 381—384.

Kumerloeve, H. (1961): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens. — Bonn. zool. Beitr. 12, Sonderheft, 318 pp.

— (1966): Tendances expansives chez des espèces de *Carpodacus*, *Rhodopechys* et *Serinus* en Asie Mineure. — Nos Oiseaux 28: 284—287.

— (1967): Neue Beiträge zur Kenntnis der Avifauna von Nordost- und Ost-Kleinasien. — Istanbul Üniv. Fen. Fak. Mecm. 32: 79—208.

— (1969): Zur Avifauna des Van Gölü- und Hakkâri-Gebietes (E/SE-Kleinasien). — ibid. 34: 245—312.

— (1970): Zur Kenntnis der Avifauna Kleinasiens und der europäischen Türkei. Ergänzungen — Hinweise — Fragestellungen. — ibid. 35: 85—160.

— (1975): Zur Verbreitung der Steinschmätzer (*Oenanthe*)-Arten in der Türkei. — Bonn. zool. Beitr. 26: 183—198.

Laister, A.F., & G.V. Sosnin (1942): Materiali po ornitofaune Armjanskoj SSR. Ornis Armeniaca. — Erevan.

Lehmann, H. (1971): Der Rotflügelgimpel (*Rhodopechys sanguinea*) auf dem Hochplateau Zentralanatoliens. — Der Wüstenregenpfeifer (*Charadrius leschenaultii* Lesson), ein Bewohner der Steppe Innerasiens. — Der Weißschwanz-Steppenkiebitz, *Chettusia leucura* (Lichtenstein), in der Türkei. — Jber. naturw. Ver. Wuppertal 24: 89—100; 101—120; 133—134.

Loskot, W.M., & E. v. Vietinghoff-Scheel (1978): *Oenanthe xanthoprymna* (Hemprich u. Ehrenberg). — In: Dathe, H., & I.A. Neufeldt: Atlas der Verbreitung paläarktischer Vögel 7/VII. — Berlin.

Madge, S.C. (1972): *Oenanthe xanthoprymna* (Red-tailed Wheatear). — Ornith. Soc. Turkey Bird Report 1968/69: 156.

Stepanjan, L.S. (1978): Struktur und Verbreitung der Avifauna der UdSSR. Passeriformes: 191—192. (Russisch.) — Moskva.

Vielliard, J. (1975): Referat über H. Kumerloeve: Zur Verbreitung der Steinschmätzer (*Oenanthe*)-Arten in der Türkei. — Alauda 43: 489.

Warncke, K. (1972): Beitrag zur Vogelwelt der Türkei im Bereich der Südgrenze. — Vogelwelt 93: 23—26.

— (1978): *Oenanthe xanthoprymna* (Red-tailed Wheatear). — Ornith. Soc. Turkey Bird Report 1974/75: 176.

Wolters, H.E. (1975—1982): Die Vogelarten der Erde. — Hamburg.

Anschriften der Verfasser: M. Kasparek, Bettinaweg 7, 8300 Landshut; Dr. H. Kumerloeve, Hubert-Reißner-Str. 7, 8032 Gräfelfing (München); K.-O. Nagel, Zoologisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt, Schnittspahnstr. 3, 6100 Darmstadt.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Was ist *Poliospiza erlangeri* Reichenow, 1905?

von

R. VAN DEN ELZEN

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Innerhalb der Familie Carduelidae sind noch zahlreiche systematische Probleme offen. Die Zusammenfassung von Arten zu Artengruppen, aber auch die Zugehörigkeit einiger Unterarten zu Arten bedarf der Revision. Dies gilt auch für die unscheinbar braun gefärbten Arten der afrikanischen *gularis*-Gruppe, die von einigen Autoren unter dem Gattungsnamen *Poliospiza* abgetrennt werden.

Bei der Bearbeitung afrikanischer Girlitze stieß ich auf jene zwei Exemplare der Collection C. von Erlanger, die Reichenow (1905) *Poliospiza erlangeri* benannt hat. Neue Literatur (u. a. White 1963, Rand 1968, Hall & Moreau 1970, Urban & Brown 1971) behandelt diese Form als Synonym von *Poliospiza striatipectus* Sharpe, 1891 und diese wiederum meist als Unterart von *Poliospiza reichardi* Reichenow, 1882. Beim Vergleich der Originalbeschreibungen von *erlangeri* und *striatipectus* fällt jedoch eine deutliche Diskrepanz in den Körpermaßen der Typusexemplare beider Formen auf:

Poliospiza erlangeri Reichenow, 1905
Orn. Mber. 13: 146.
♂: Ladscho im Garussi-Gallalande, Äthiopien, 10. II. 1901; Fll. 65 mm, Schw. 60 mm, Coll. v. Erlanger 1048.
♀: Harar, 4. IV. 1900; Fll. 68 mm, Schw. 60 mm, Coll. v. Erlanger 1049.

Poliospiza striatipectus Sharpe, 1891
Ibis VI. 3: 258.
♂: Elgeyo, Kenya, 8. VII. 1890; Fll. 3,25 inches (= 79 mm), Schw. 2,1 inches (= 54 mm).
♀: Elgeyo, Kenya, 8. VII. 1890; Fll. 3,1 inches (= 78 mm), Schw. 2,15 inches (= 55 mm).
(Granvik, 1934, gibt für die Typen von *striatipectus* 78 mm Flügellänge und 60 bzw. 61 mm Schwanzlänge an.)

Durch den beträchtlichen Unterschied von 10 mm aufmerksam geworden, habe ich zunächst die mir zugängliche Literatur durchforstet. Im folgenden sind die wichtigsten Chresonyme von *Poliospiza erlangeri* und in der Tabelle die Flügelmaße der im nordostafrikanischen Raum verbreiteten Arten der *gularis*-Gruppe aufgelistet.

Poliospiza gularis erlangeri Mackworth-Pread, 1918; *P. g. erlangeri* Sclater, 1930; *P. g. erlangeri* Chapin, 1954; *P. g. erlangeri* Cave & Macdonald, 1955
Serinus gularis erlangeri Mackworth-Pread & Grant, 1955
Serinus gularis striatipectus Rand, 1968
Serinus reichardi Hall & Moreau, 1970

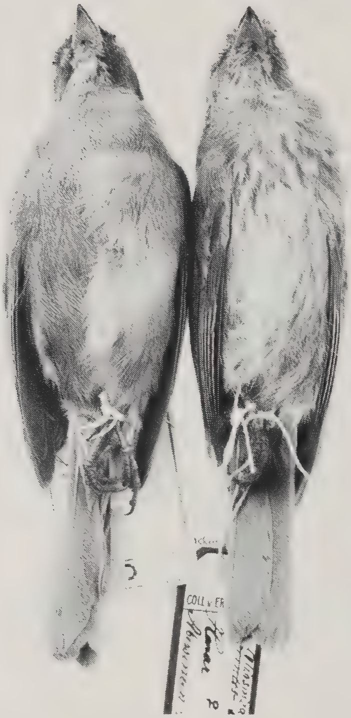


Abb. 1: Ventralansicht von *Poliospiza tristriata* (links) und *Poliospiza erlangeri* (rechts). Foto E. Schmitz.

Serinus reichardi striatipectus White, 1963; *S. r. striatipectus* Urban & Brown, 1971 (Im Atlas von Hall & Moreau sind zwar Subspecies nicht namentlich erwähnt, in der Verbreitungskarte der *gularis*-Gruppe (Nr. 322) ist jedoch bei Ladscho und Harar ein Vorkommen von *reichardi* eingetragen.)

	Flügellänge	Schwanzlänge	Lauf
erlangeri	65—69	60—61	16—17
striatipectus	78—79	54—61	16
reichardi	75—80	55—58	16—17
gularis [= *elgonensis*]	80—85	61—64	15—16
tristriata	64—70	55—61	16—17

Stimmen die Maße von *striatipectus* mit denen von *reichardi* am besten überein, so „paßt" *erlangeri* nach Flügel- und Schwanzlänge weder zu *reichardi* noch zu *gularis.* Seine Maße fallen mit denen der sympatrisch lebenden Art *Poliospiza tristriata* Rüppell, 1840 zusammen. Die Zeichnung von O. Kleinschmidt (J. Orn. 55, 1907, Tafel I) zeigt *erlangeri* (dort Abb. 2a und 2b) mit deutlich spitzerem Schnabel als *reichardi* (dort Abb. 3). Nach der Abbildung entspricht die Schnabelform wiederum der von *tristriata.* Auch der gesamte Habitus ist mit dem Rüppell-Girlitz identisch (Abb. 1). Da die Beschreibung des Jugendkleides von *tristriata* der von *erlangeri* im wesentlichen gleicht, lag der Verdacht nahe, daß Reichenow tatsächlich das Jugendkleid des Rüppell-Girlitz' als neue Art beschrieben hat. Ein Exemplar aus unserer Sammlung, ZFMK 75.764, aus Bulta, Äthiopien, 8. III. 1974, G. Nikolaus leg., das von uns als juv. *tristriata* determiniert wurde, ist mit *erlangeri* identisch (Typen verglichen). Da der Fundort dieses Stücks in der Nähe der terra typica von *erlangeri* liegt, war jedoch ein Bestimmungsfehler nicht auszuschließen. Letzte Zweifel konnten erst beseitigt werden, als ein Vogelzüchter aus St. Augustin mir seine Rüppell-Girlitz-Nachzucht vorstellte. Das Foto der gerade ausgeflogenen Nestlinge (Abb. 2) zeigt, daß sich der Name *erlangeri* tatsächlich auf das Jugendkleid von *Poliospiza tristriata* bezieht. Er muß also in die Synonymie von *P. tristriata* gestellt werden und hat nichts mit *Poliospiza reichardi striatipectus* gemein.

Das Verbreitungsgebiet von *P. reichardi striatipectus* wird somit auf Kenia und unter Vorbehalt auf den Südsudan restringiert, wobei die Verhältnisse im Sudan noch weitgehend ungeklärt sind (kein Material eingesehen). Von der Liste der äthiopischen Vögel ist die Art *P. reichardi* jedenfalls zu streichen.

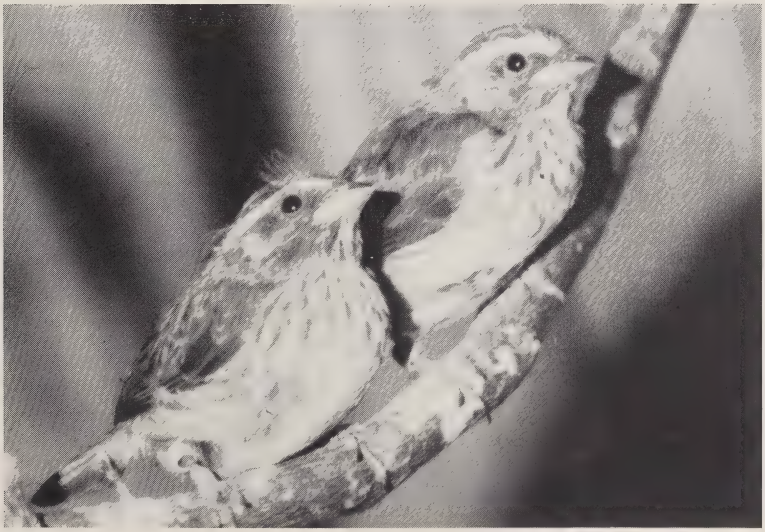


Abb. 2: Dreiwöchige Nestlinge von *Poliospiza tristriata.* Foto A. Fey.

Danksagungen

Den Herren Dr. D. S. Peters, Senckenbergmuseum Frankfurt/M., und A. Fey, St. Augustin-Menden, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank für die Unterstützung meiner Arbeit aussprechen.

Zusammenfassung

Poliospiza erlangeri Reichenow, 1905 wird in neuerer Zeit als Synonym von *Poliospiza reichardi striatipectus* Sharpe, 1891 geführt. Diese Arbeit zeigt, daß es sich bei *erlangeri* jedoch um das Jugendkleid von *Poliospiza tristriata* Rüppell, 1840 handelt.

Summary

It is shown that *Poliospiza erlangeri* Reichenow, 1905, is the juvenile plumage of *Poliospiza tristriata* Rüppell, 1840 and not identical with *Poliospiza reichardi striatipectus* Sharpe, 1891.

Literatur

Cave, F.O., & J.D. Macdonald (1955): Birds of the Sudan. — Edinburgh & London.
Chapin, J.P. (1954): The birds of the Belgian Congo, 4. — Bull. amer. Mus. Hist. 75 B.
Erlanger, C. von (1907): Beiträge zur Vogelfauna Nordostafrikas. V. — J. Orn. 55: 1—58.
Friedmann, H. (1937): Birds collected by the Childs Frick Expedition to Ethiopia and Kenya Colony II. — Bull. U. S. nat. Mus. 153.
Granvik, S.H. (1934): The ornithology of NW Kenya Colony. — Rev. Zool. Bot. afr. 25: 1—190.
Hall, B.P., & R. Moreau (1970): An atlas of speciation in African passerine birds. — London.
Mackword-Pread, C.W., & C.H.B. Grant (1955): Birds of Northeastern Africa. Bd. 2. — London.
Rand, A.L. (1968): in Peters' Nachfolger: Checklist of birds of the world. Bd 14. — Cambridge, Massachusetts.
Reichenow, A. (1882): Neue Arten aus Ost-Afrika. — J. Orn. 30: 209—212.
— (1905): Drei neue Girlitzarten aus Nordostafrika. — Orn. Mber. 13: 146—147.
Sclater, W.L. (1930): Systema avium aethiopicarum. — London.
— & C.W. Mackworth-Pread (1918): A list of the birds of the Anglo-Egyptian Sudan. — Ibis X, 6: 416—476.
Sharpe, R.B. (1891): On the birds collected by Mr. F. S. Jackson . . . I. — Ibis VI, 3: 233—260.
Urban, E., & L. Brown (1971): A checklist of the birds of Ethiopia. — Addis Abeba.
White, C.M.N. (1963): A revised checklist of African flycatchers. . . — Lusaka, Sambia.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Renate van den Elzen, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Merkmalsvariation und taxonomische Stellung von *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951 (Reptilia: Agamidae) aus dem Sudangürtel Afrikas¹)

von

SCOTT M. MOODY und WOLFGANG BÖHME

Ohio University, Athens, Ohio,
und Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit der geographischen Variation zweier Agamenformen, die den subsaharischen Sudangürtel Afrikas bewohnen: *Agama doriae* Boulenger, 1885 und *Agama benueensis* Monard, 1951. Dabei wird sowohl die Merkmalsvariation innerhalb jeder Form als auch diejenige zwischen beiden untersucht. Beide Formen sind einander sehr ähnlich, aber aufgrund ihrer geographischen Disjunktion (*A. doriae* in Äthiopien und im Sudan, *A. benueensis* in Nigeria) wurde ihr spezifischer Eigenstatus nie in Zweifel gezogen, bzw. wurde die nigerianische Form, von Monard (1951) als Unterart von *A. agama* beschrieben (vgl. Wermuth 1965) und von Grandison in Artrang erhoben (Grandison 1968), nie mit der so ähnlichen Form des östlichen Afrika in Verbindung gebracht (Grandison l.c.). Neuere Aufsammlungen von *benueensis* in Kamerun (vgl. Böhme 1975) und in der Zentralafrikanischen Republik (Joger, in Vorber.) ergaben eine beträchtliche Erhöhung der bekannten Variabilität und verkleinerten außerdem die geographische Lücke zwischen beiden Formen erheblich.

35 morphologische Merkmale einschließlich metrischer, meristischer und epigamischer Kennzeichen wurden untersucht. Von *Agama doriae* stand nahezu das gesamte Museumsmaterial zur Verfügung, 67 ♂ und 42 ♀ wurden untersucht. Von *Agama benueensis* gelangten 43 ♂ und 14 ♀ zur Untersuchung. Sowohl uni- als auch multivariate statistische Techniken kamen zur Anwendung, um die geographische Variation innerhalb und zwischen den zur Zeit als Arten aufgefaßten Taxa zu ermitteln wie auch geschlechtsdimorph variierende Merkmale zu

---

¹) Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut zwar mit Verspätung, aber dafür umso herzlicher zur Vollendung seines 80. Lebensjahres gewidmet.

dokumentieren. Auf der Basis der beobachteten Variationen werden wir diskutieren, ob wir zwei Arten, zwei divergente Unterarten oder aber nur eine zwar variable, aber monozentrische Art vor uns haben. Des weiteren werden wir den Status der früher als Unterarten von *A. doriae* aufgestellten Namen *cordofanensis* Werner, 1929 und *sennariensis* Werner, 1914 erörtern.

Alles relevante Typenmaterial sowohl von *doriae* als auch von *benueensis* wurde untersucht und in diese Arbeit einbezogen. Detaillierte Beschreibungen von einzelnen Typusexemplaren, desgleichen Festlegungen von Lectotypen sowie Korrekturen von früher publizierten Synonymisierungen innerhalb des *A. doriae*-Komplexes werden jedoch andernorts vorgelegt werden (Moody, in Vorber.).

Zu Beginn des Ergebnisteils wird die aktuell bekannte Verbreitung ausführlich dargestellt, da die neueren, noch unpublizierten Funde, besonders die aus der Zentralafrikanischen Republik (im folgenden ZAR abgekürzt), für unsere Schlußfolgerungen neben den morphologischen Merkmalsanalysen ebenfalls große Bedeutung für die Chorologie und damit auch für die taxonomische Beurteilung der Gruppe haben.

Material

Von *Agama benueensis* wurden insgesamt 43 ♂ und 14 ♀ untersucht und vermessen. Wir teilten sie auf die geographischen Vergleichs-Stichproben auf: ZAR mit 5 ♂ und 4 ♀, Kamerun mit 22 ♂ und 7 ♀, und Nigeria mit 16 ♂ und 3 ♀. Für letztere zwei Staaten benutzen wir im folgenden die Abkürzungen KMR und NGR. Dieses Material wird im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Koenig (ZFMK) in Bonn aufbewahrt. Daten zur Kehlzeichnung wurden an zahlreichen zusätzlichen ♂ aus NGR ermittelt, die im British Museum (Natural History) zu London (BMNH) verwahrt werden.

Von *Agama doriae* wurden insgesamt 67 ♂ und 42 ♀ vermessen und untersucht. Drei geographische Regionen, die den Arealen dreier nomineller Unterarten entsprechen, wurden für die Vergleichsstudie abgegrenzt: Äthiopien (im folgenden ÄTH) (Nominatform) mit 31 ♂ und 34 ♀, Zentralsudan und Provinz Sennar (= SEN; *A. d. sennariensis*) mit 29 ♂ und 7 ♀, sowie die Provinz Kordofan im westlichen Sudan (= KOR; *A. d. cordofanensis*) mit 7 ♂ und 1 ♀.

Merkmale und Methodik

Drei Merkmalstypen wurden vermessen oder kodiert und dann statistisch verglichen: 17 metrische, 13 meristische und 5 epigamische Merkmale. Die Geschlechtsbestimmung der ♂ erfolgte vorwiegend nach dem Vorhandensein präkloakaler kallöser Epidermisdrüsen, zusätzlich auch nach dem Vorhandensein schwarzer Flecken im hinteren Kehlbereich. Die Kallusdrüsen konnten bereits bei sehr jungen Individuen festgestellt werden. Jungtiere, die nicht eindeutig geschlechtsspezifisch bestimmbar waren, wurden bei den statistischen Vergleichen nicht mitberücksichtigt.

Benutzt wurden die BMDP Biomedical Computer Programs P-Series 1979 zur statistischen Analyse der unten diskutierten Merkmale. Des weiteren wurden T-Vergleiche, Einfach- und Zweifach-Varianzanalysen (Art und Geschlecht oder geographische Region und Geschlecht) oder ANOVA, Kovarianzanalysen oder ANCOVA sowie Korrelations- und Linearregressionsmodelle herangezogen.

Wir vermaßen Exemplare, die den gesamten ontogenetischen Größenbereich repräsentierten, um solche Merkmale herauszufinden, die ontogenetisch variieren und daher nicht zu taxonomischen Vergleichen brauchbar sind. Dennoch könnten einige der zwischen den Geschlechtern oder den geographischen Stichproben dokumentierten Unterschiede durch die verschiedene Größe der Individuen beeinflußt sein. Dies galt besonders für metrische, gelegentlich aber auch für meristische Merkmale. ANCOVA wurde benutzt, um solche Merkmale zu vergleichen, die einen signifikanten linearen Regressionskoeffizienten mit der Körperlänge aufwiesen.

Die Körperlänge ist mit allen anderen metrischen Merkmalen hoch korreliert ($r \geq 0,7$). Die linearen Regressionskoeffizienten aller metrischen Merkmale, bezogen auf die Körperlänge, sind statistisch ebenfalls hochsignifikant. Deswegen werden wir statt roher Mittelwerte lieber angepaßte angeben.

Mit den meristischen Merkmalen ist die Körperlänge nur schwach korreliert ($r \geq 0,4$). Keiner der linearen Regressionskoeffizienten, bezogen auf die Körperlänge, war signifikant. Einige sexualdimorphe oder epigamische Merkmale waren stärker mit der Körperlänge korreliert, dadurch ihre Entwicklung mit dem Reifen der ♂ widerspiegelnd. Sie werden unter dem Abschnitt 'Sexualdimorphe, epigamische Merkmale' diskutiert.

Metrische Merkmale

Das traditionelle Maß Kopf-Rumpflänge wurde nicht benutzt, da das Wachstum des Rumpfes und des Kopfes gewöhnlich nicht linear proportional verläuft. Um die Körperlänge zu erhalten, wurde die Entfernung von der Schnauzenspitze zur Kloake gemessen, sodann wurde die Kopflänge subtrahiert (Moody, in Vorber.). Für die meisten Maße wurde ein dünnes Metallband benutzt, eine Schublehre für andere. Als Standardlänge wurden 20 % der Körperlänge geschätzt, sie wurde benutzt, um die Position mancher Maße und Schuppenwerte zu bestimmen. Die statistischen Einzelheiten, einschließlich geographischer und geschlechtsbezogener Gruppierungen, sind in Appendix I zusammengefaßt.

01. Körperlänge: Länge von der Schnauzenspitze bis zur Kloake minus Kopflänge.
02. Schwanzlänge: Nur vollständige, unregenerierte Schwänze wurden gemessen, von der Kloake bis zur Schwanzspitze.
03. Kopflänge: Entlang einer zur Längsachse des Kopfes parallelen Linie gemessen, zwischen den Punkten, die die Schnauzenspitze und die hintere Spitze des Retroartikularfortsatzes des Unterkiefers anschneiden.
04. Kopfbreite: An der weitesten Stelle der Temporalregion, unmittelbar vor der Ohröffnung, gemessen.
05. Kopfhöhe: Gemessen an der höchsten Stelle zwischen der vorderen Parietal- und der hinteren Unterkieferregion.
06. Oberschenkellänge: Vom vorderen Beinansatz bis zum äußeren Mittelpunkt des Kniegelenkes.
07. Unterschenkellänge: Vom äußeren Mittelpunkt des Kniegelenkes bis zum dorsalen Mittelpunkt des Fußansatzes.
08. Fußlänge: Vom Mittelpunkt des Fußansatzes bis zur Spitze der vierten Zehe, unter Ausschluß der Kralle (gelegentlich, falls länger, wurde auch die dritte Zehe gemessen).
09. Länge der vierten Zehe: Oberseite, von der Basis zur Spitze, ohne die Kralle.
10. Länge der dritten Zehe: Lateral von der Basis zur Spitze, ohne Kralle.

11. Fingerlänge: Relative Länge des dritten und vierten Fingers kodiert: 1 = vierter eine Lamelle kürzer als dritter, 2 = eine halbe Lamelle kürzer, 3 = vierter und dritter Finger gleichlang, 4 = vierter ½ Lamelle länger und 5 = eine Lamelle länger.
12. Beckenhöhe: Maximale Höhe der Beckenregion, mit Schublehre gemessen.
13. Beckenbreite: Von der linken zur rechten Insertionsstelle der Hinterbeine.
14. Schwanzhöhe: Einschließlich dorsaler Kammschuppen, vier Standardlängen distal zur Kloake.
15. Schwanzbreite: Einschließlich seitlich vorstehender mukronater Dornschuppen, vier Standardlängen distal zur Kloake.
16. Ohrdurchmesser: Maximale Länge, gewöhnlich horizontal, des Trommelfells.
17. Schwanzform: Schwanzbreite dividiert durch Schwanzhöhe.

Meristische Merkmale

Die statistischen Einzelheiten der folgenden 15 Merkmale, einschließlich geographischer und geschlechtsbedingter Gruppierungen, sind in Appendix II zusammengefaßt. Für die Bestimmung relativer Zahlen von Körperschuppen wurde die Standardlänge benutzt.

01. Körperschuppen: Anzahl der Schuppen, die den Körper in der Mitte zwischen den Beinpaaren umgeben.
02. Rückenschuppen: Anzahl der paravertebralen Schuppen, in Längsrichtung in einer Standardlänge gezählt.
03. Seitenschuppen: Anzahl der Schuppen auf der Flankenmitte, gezählt entlang einer Schrägreihe in einer Standardlänge.
04. Bauchschuppen: Anzahl der Schuppen auf der Bauchmitte, gezählt in einer Standardlänge in Längsrichtung.
05. Kehlschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe zwischen den Mundwinkeln.
06. Beckenschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe über die Oberseite der Sakralregion, vom dorsalen Hinterbeinansatz über den Beckengürtel.
07. Schwanzschuppen: Anzahl der den Schwanz vier Standardlängen distal von der Kloake umgebenden Schuppenreihen.
08. Zehenlamellen: Anzahl der Subdigitallamellen unter sämtlichen Phalangen der vierten Zehe.
09. Supralabialia: Alle deutlichen Supralabialia, gezählt an der rechten Kopfseite.
10. Infralabialia: Alle deutlichen Infralabialia, gezählt an der rechten Kopfseite.
11. Occipitalschuppen: Gezählt entlang einer Querreihe vom vorderen Ende des Nackenkammes zum anterodorsalen Rand der Ohröffnung, aber unter Ausschluß der Kamm- und der Ohrrandschuppen.
12. Internasalschuppen: Minimale Anzahl der Schuppen in einer Querreihe zwischen den Nasalia, unter Ausschluß letzterer.
13. Schläfenschuppen: Gezählt an der rechten Kopfseite, auf der kürzesten Linie zwischen Auge und Ohr, aber unter Ausschluß von Ohrrand- und granulären Orbitalschuppen.

Epigamische Merkmale

Die statistische Auswertung dieser Merkmale wird direkt im Text gegeben und nicht in einem Appendix zusammengefaßt.

01. Kallusdrüsen: Gesamtzahl der epidermalen kallösen Drüsen der ♂. Falls in zwei Reihen ausgebildet, wurde die an die Kloake stoßende Reihe gezählt.
02. Hintere Kehlflecken: 1 = getrennte, bilateralsymmetrische Flecken, 2 = Flecken fast oder teilweise in Kontakt an der Mittellinie, 3 = Flecken völlig zu einem großen Medianfleck verschmolzen.

03. Größe der hinteren Kehlflecken: 1 = klein, 2 = groß.
04. Vordere Kehlflecken: 1 = fehlend, 2 = vorhanden.
05. Schwanzkammschuppen: 1 = fehlend, 2 = klein, aber deutlich, 3 = groß.

Ergebnisse und Diskussionen

Verbreitung und Zoogeographie

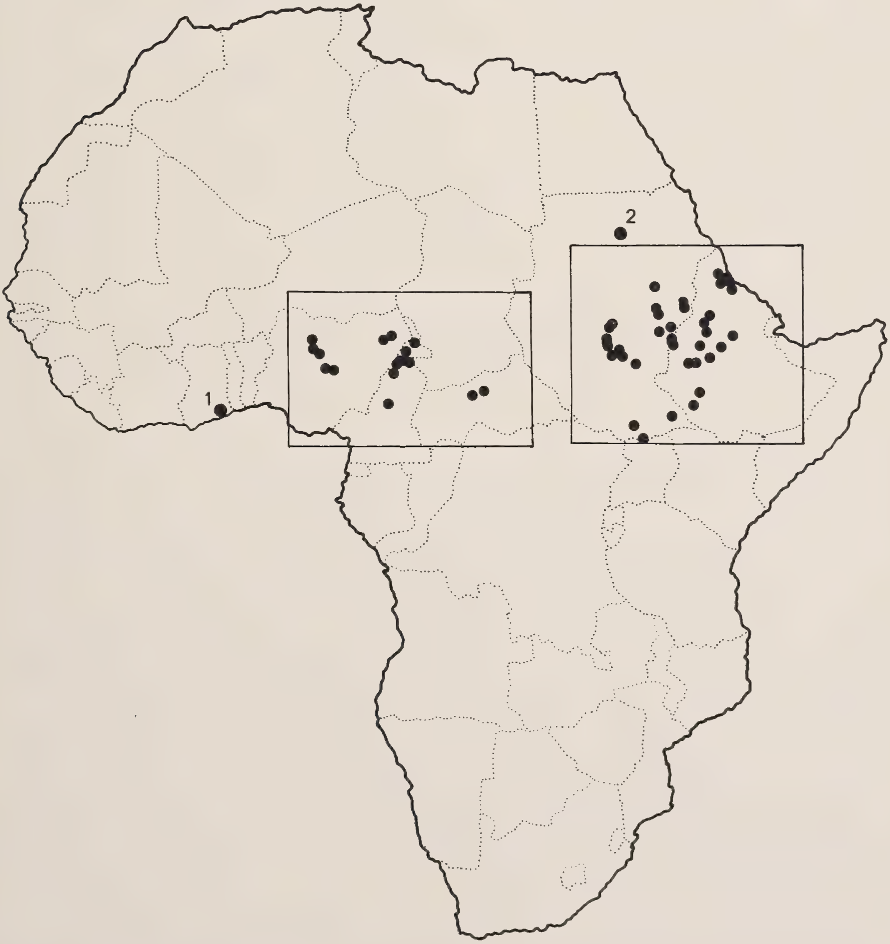


Abb. 1: Gesamtverbreitung von *Agama doriae* und *A. benueensis*. Der westliche Ausschnitt entspricht Abb. 2 (*A. benueensis*), der rechte Abb. 3 (*A. doriae*). Erläuterung der Ziffern im Text.

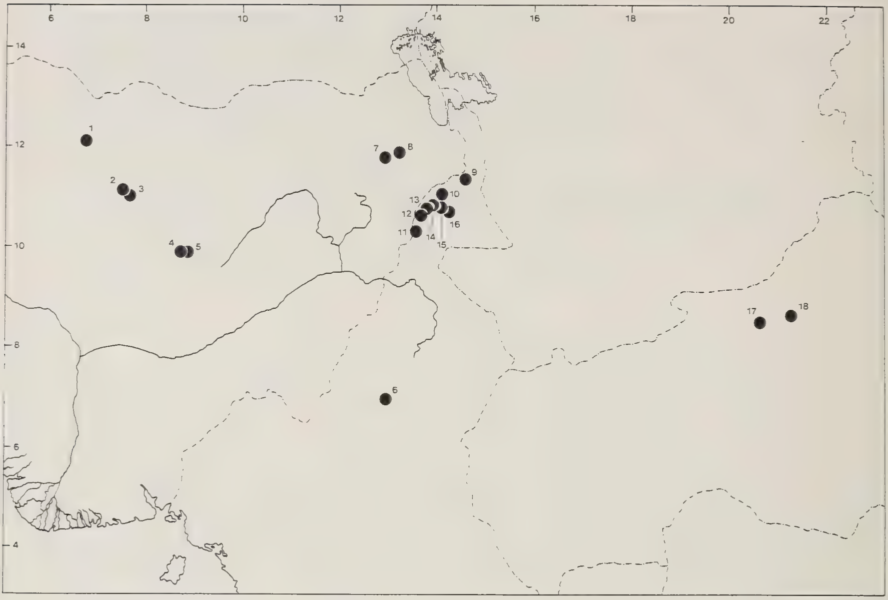


Abb. 2: Die Fundpunkte von *A. benueensis* (Ausschnitt vgl. Abb. 1). Erläuterung der Ziffern im Text.

Die Gesamtverbreitung des *Agama doriae*-Komplexes ist auf Abb. 1 dargestellt. Sie umfaßt zwei Teilverbreitungsbereiche, deren erster im westlichen und zentralen Afrika einen zerrissenen Eindruck macht und Fundpunkte in Ghana, Nigeria, Kamerun und der Zentralafrikanischen Republik einschließt; der zweite Teilbereich umfaßt die östliche Landeshälfte des Sudan und die westliche Äthiopiens. Beide Teilbereiche korrespondieren mit den Taxa *Agama benueensis* respektive *A. doriae*. Die Disjunktionen zwischen beiden Teilarealen, auf Abb. 2 und 3 gesondert dargestellt, können sich als scheinbar erweisen, da die faunistische Erfassung des gesamten Sudangürtels hinsichtlich der Herpetofauna bei weitem nicht abgeschlossen ist und immer wieder überraschende Neufunde erwarten läßt (vgl. Böhme 1975, 1978, Joger 1981, 1982). Zwei Fundorte liegen außerhalb der Kartenausschnitte von Abb. 2 und 3, sie sind daher auf der Gesamtkarte (Abb. 1) bereits numeriert (in Klammern die Acronyme der Sammlungen, in denen das von uns untersuchte Material aufbewahrt wird; Acronyme erläutert bei Leviton et al. 1980).

1 Adda, Ghana (ZFMK)
2 Dongola, Sudan (ZMB)

Abb. 2 stellt die Verbreitung in Nigeria, Kamerun und der Zentralafrikanischen Republik (ZAR) dar:

1 Oomava, Nigeria (BMNH, CNHM)
2 Kufena, Nigeria (BMNH)
3 Zaria, Nigeria (BMNH)
4 Jos, Nigeria (BMNH)
5 10 km östl. Jos, Nigeria (ZFMK)
6 Martap, Kamerun (ZFMK)
7 zwischen Beni Sheik und Auno, Nigeria (ZFMK)
8 Maiduguri, Nigeria (BMNH)
9 Waza, Kamerun (ZFMK)
10 Mora, Kamerun (ZFMK)
11 Rhumsiki, Kamerun (ZFMK)
12 10 km nördl. Gouria, Kamerun (ZFMK)
13 Koza, Kamerun (ZFMK)
14 6 km westl. Mokolo, Kamerun (ZFMK)
15 42 km südl. Mora, Kamerun (ZFMK)
16 zwischen Meri und Maroua, Kamerun (ZFMK)
17 Ndélé, ZAR (ZFMK)
18 Koumbala, ZAR (ZFMK)

Abb. 3 gibt die Fundorte des sudanischen und äthiopischen Untersuchungsmaterials wieder:

1 Sungikai, Sudan (NMW)
2 Dilling, Sudan (NMW)
3 zwischen Ras-el-Fil und Gulfan, Sudan (NMW)
4 Homra-Lebu, Sudan (NMW)
5 Debri, Sudan (NHMB)
6 Kadugli, Sudan (AMNH, BMBN, NHMG)
7 Talodi, Sudan (MCZ, NMW)
8 Tungaru, Sudan (NMW)
9 Taufikia, Sudan (NMW)
10 Redjaf, Sudan (ZFMK)
11 Nimule, Sudan (MSNG)
12 Metemma, Sudan (MSNM)
13 Sennar, Sudan (ZMB, SMF, NMW, NHMB)
14 Suiga, Sudan (BMNH, MCZ)
15 Jebel Rora, Sudan (ZMH)
16 Er-Roseires (= Rosaires), Sudan (BMNH)
17 Quezan (= Queissan), Sudan (BMNH)
18 zwischen Belfodio und Quezan, Äthiopien (BMNH)
19 bei Belfodio, Äthiopien (BMNH)
20 Gumbi, Äthiopien (BMNH)
21 Didessa-River, Äthiopien (BMNH, USNM)
22 östlich Jimma, Omo-River, Äthiopien (ZFMK, ZMB)
23 Rihi River, Boma Hills, Sudan (ZFMK)
24 Fellenguai, Äthiopien
25 Doka, Sudan (SMF)
26 Khor Otrub, Sudan (SMF)
27 Keren, Äthiopien (MSNM, MZUF, BMNH, MSNG)
28 Massaua, Äthiopien (MSNT)
29 Asmara, Äthiopien (BMNH)
30 Nefasit, Äthiopien (MSNM, MSNT)
31 Sagameiti, Äthiopien (MSNT)

32 Gondar, Äthiopien (MSNG)
33 Gorgona-Land, Äthiopien (ZFMK, ZSM)
34 Zegi, Äthiopien (BMNH)
35 Mabil-Village, Äthiopien (BMNH)
36 Ambo, 30 km nordwestl. Dessie, Äthiopien (BMNH)
37 Schlucht Blauer Nil, Äthiopien (BMNH)
38 Mündung des Guder River (BMNH)

Wie bereits erwähnt, ist eine zoogeographische Interpretation des Areals von *A. benueensis* und *A. doriae* schwierig, da nicht damit gerechnet werden kann, daß die sich nach unserer heutigen Kenntnis auftuenden Verbreitungslücken wirklich solche sind. Besonders der Nachweis aus der ZAR macht die faunistischen Kenntnislücken deutlich. Er überbrückte auch zu einem guten Teil die bestehende Disjunktion zwischen dem westlichen *benueensis*-Areal einerseits und dem östlichen *doriae*-Areal andererseits, stellte daher eine wichtige Stütze unserer anfangs morphologisch begründeten Hypothese, die zwei einander so ähnlichen Formen könnten artgleich sein, dar. Dies hat natürlich auch Auswirkungen auf die Beurteilung und Bewertung der von Werner (1929) zu *A. doriae* gestellten Taxa *sennariensis* und *kordofanensis*. Erstere lief in der Agamiden-Liste von Wermuth (1967) als fragliche Art, letztere wurde (l.c.) gänzlich übersehen. Chorologisch auf die Verbreitungspunkte (Abb. 3) der Provinz Sennar und Kordofans zu beziehen, werden die beiden Taxa als Populationsgruppen in der folgenden Merkmalsanalyse gesondert behandelt (SEN und KOR im folgenden).

Sexualdimorphe Merkmale

Alle metrischen Merkmale erwiesen sich als zwischen ♂ und ♀ verschieden, sowohl innerhalb als auch zwischen den beiden Arten, wenn sie mit ANCOVA verglichen wurden. Die ♂ sowohl von *doriae* als auch von *benueensis* sind in allen Maßen größer als die ♀, bis auf die Beckenbreite: ♀ haben breitere Becken.

Lediglich ein meristisches Merkmal, nämlich die Anzahl der Subdigitallamellen unter der vierten Zehe, zeigte geschlechtskorrelierte Unterschiede, sowohl innerhalb als auch zwischen den beiden Arten. ♂ besitzen mehr Lamellen, was einen Unterschied in der Ausnutzung von Habitatstrukturen bedeuten könnte (Moody, in Vorber.). Hinsichtlich der übrigen untersuchten meristischen Merkmale konnten die Geschlechter für weitere statistische Vergleiche zusammengefaßt werden. Epigamische Merkmale, per definitionem sexualdimorph, werden in einem eigenen Abschnitt weiter unten diskutiert werden.

Geographische Variationen innerhalb *Agama benueensis*

Die nigerianischen Stichproben (im folgenden NGR) können in zwei Regionen aufgeteilt werden: Das nördlich-zentrale Nigeria um die Stadt Zaria und das südöstlich gelegene Jos-Plateau. Die Mehrzahl der untersuchten Tiere stammt

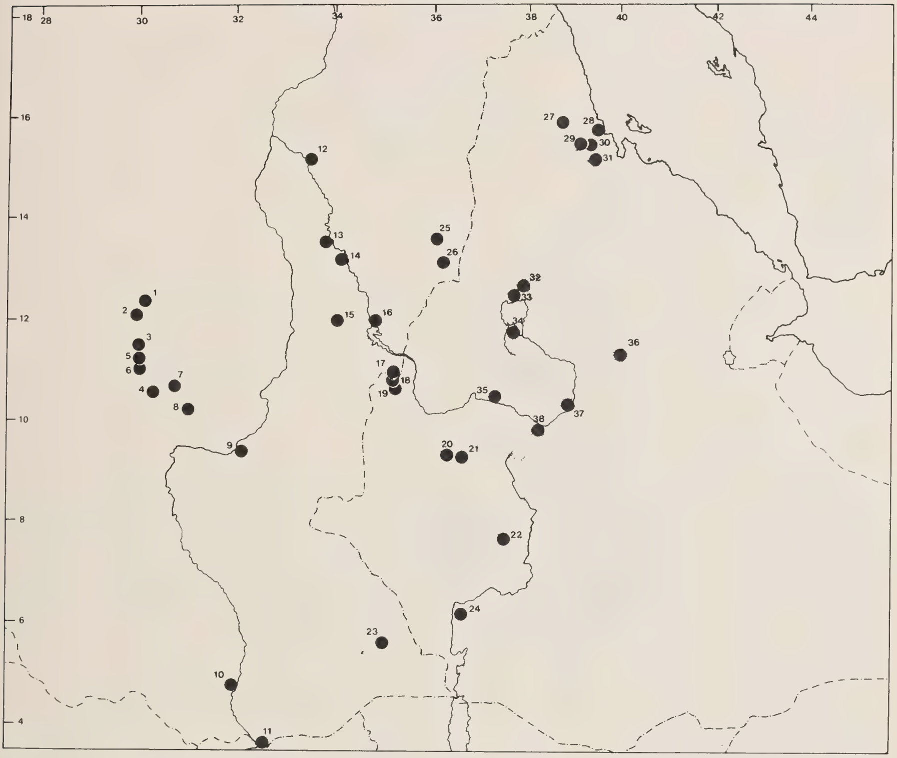


Abb. 3: Die Fundpunkte von *A. doriae* (Ausschnitt vgl. Abb. 1). Erläuterung der Ziffern im Text.

aus dem Raume Zaria, nur 3 ♂ und 1 ♀ lagen aus Jos vor. Grandison (1968) berichtete, daß *benueensis* in Nordwest-Nigeria zahlreichere Rumpfschuppen habe (84—98, $\bar{x} = 91{,}3$), in Nord-Zentral-Nigeria (Zaria) mittlere Werte (74—96, $\bar{x} = 85{,}5$), und auf dem Jos-Plateau und in Kamerun die niedrigsten (68—82, $\bar{x} = 76{,}0$). Unsere Ergebnisse stützen die Angaben von Grandison, aber die Unterschiede sind weniger drastisch (Zaria 67—92, $\bar{x} = 82{,}2$; Jos 78—83, $\bar{x} = 80{,}5$). Ein t-Test der Unterschiede zwischen den Rumpfschuppen-Werten blieb insignifikant, aber die Werte für die Dorsal- und Lateralschuppen sind nahezu signifikant geringer ($p = 0{,}071$ respektive 0,063). Die geringe Stichprobengröße von Jos verhindert ausführlichere statistische Erhebungen.

Es ergaben sich bei den untersuchten Merkmalen keine weiteren statistisch demonstrierbaren Unterschiede zwischen den beiden nigerianischen Populationsgruppen, außer dem Fehlen von Kinnflecken. Andererseits zeigten sich jedoch zahlreiche signifikante Beschuppungsdifferenzen zwischen den ♂ von Jos und denen des angrenzenden Kamerun. Höhere Schuppenzahlen wurden für folgende Merkmale gefunden: Rumpfschuppen (um die Körpermitte), Ventralia, Gularia, Occipitalia, Internasalia, Temporalia und Clunealia. Die Relationen Schenkellänge/Körperlänge und Beinlänge/Körperlänge waren signifikant niedriger. Auf der Basis dieser Analysen wurden die geographischen Stichproben aus Nigeria für weitere geographische Vergleiche in eine einzige Stichprobe (NGR) zusammengefaßt.

Böhme (1975) berichtete, daß zwei ♂ aus dem zentralen Kamerun (Martap) viel stärker pigmentierte Kehlen (und Bauchseiten!) hatten als die ♂ aus Nordkamerun. Eines der beiden ersteren wurde von Böhme (l.c.: Abb. 7a) abgebildet. Wir haben alle Maße zwischen den zwei Martap-♂ und 20 Nordkameruner ♂ verglichen. T-Test-Vergleiche, nicht sehr aussagekräftig wegen der geringen Stichprobengröße Martap, deuten bei $p \leq 0,03$ weniger Infralabialia ($\bar{x} = 8,00$ versus 9,55, 8—11) und relativ kürzere Füße und Zehen an (Verhältnis Fuß- zu Körperlänge $\bar{x} = 0,31$ versus 0,35, Verhältnis 4. Zehe/Körperlänge $\bar{x} = 0,17$ versus 0,10). Die beiden südlichen ♂ haben auch Kinn- (= vordere Kehl-)flecken. Solche Flecken treten bei den meisten NGR-♂ auf, aber nicht bei großen ♂ aus Nordkamerun. Da es jedoch zwischen den NGR- und KMR-Stichproben viel mehr Unterschiede gibt als innerhalb letzterer, und weil der große Benue-Strom die Population Zentral-Kameruns von der nächsten nigerianischen (Jos-Plateau) trennt, haben wir beide KMR-Populationen in eine einzige Stichprobe zusammengefaßt für die weiteren geographischen Vergleiche.

Metrische Merkmale

Beim Vergleich von *doriae*- und *benueensis*-♂, unter Zugrundelegung aller verfügbaren Exemplare, fanden sich keine Unterschiede in der mittleren Körpergröße. Das größte *benueensis*-♂, aus NGR, maß 85 mm, das größte *doriae*-♂, aus dem zentralen Sudan, 87 mm; *doriae*-♀ erwiesen sich als signifikant größer ($p \leq 0,01$), mit dem größten ♀ aus Äthiopien (im folgenden ÄTH), welches 73 mm maß. Das größte *benueensis*-♀, aus KMR, wies nur 60 mm auf.

Alle metrischen Merkmale erwiesen sich als statistisch signifikant linear korreliert mit der Körperlänge. Um den Einfluß der Körperlänge (der zufällig von Aufsammlung zu Aufsammlung und zwischen den Geschlechtern variieren könnte) auszuschalten, benutzten wir das „Kovarianzanalyse-Modell". Die Mittelwerte, die wir in Appendix I dargestellt haben, sind an die Körperlänge als unabhängige Kovariate angepaßt.

Statistische Vergleiche der Schwanzlänge erwiesen sich als schwierig, da viele Individuen versehrte Schwänze hatten. Ein vollständiger Kovariaten-Vergleich war nur bei den ♂ möglich. Es gab keine signifikanten Unterschiede innerhalb oder zwischen den beiden Arten.

Ebenfalls keine Unterschiede traten bei der angepaßten Kopflänge auf, wenn *doriae*- und *benueensis*-♂ und -♀ verglichen wurden. Desgleichen gibt es keine

Unterschiede in der Kopflänge zwischen den ♀. Unter den ♂ haben die NGR-Populationen signifikant längere ($p \leq 0{,}04$) Köpfe im Vergleich zu denen der anderen fünf Populationsgruppen.

Benueensis-♂, aber nicht -♀, haben signifikant breitere Köpfe als *doriae*-♂. Nicht alle geographischen Regionen innerhalb der beiden Arten sind hinsichtlich der Kopfbreite homogen. NGR und KMR-♂ haben die breitesten Köpfe (angepaßt an die Körperlänge), wenn man sie mit KOR- und SEN-♂ vergleicht, die die schmalsten Köpfe ($p \leq 0{,}04$) besitzen. ÄTH- und ZAR-♂ nehmen eine Mittelstellung in diesem Merkmal ein und unterscheiden sich nicht signifikant von den anderen geographischen Stichproben von *doriae* oder *benueensis.*

In der Kopfhöhe treten zwischen den ♀-Gruppen keine Unterschiede auf. NGR-♂ haben flachere Köpfe ($p \leq 0{,}01$) als andere Gruppen außer ZAR und KOR. Der flache Kopf korrespondiert mit den sehr breiten Köpfen dieser geographischen Gruppe.

Benueensis-♂, aber nicht die ♀, haben längere Femora als *doriae*-♂. Die ♀ zeigen einen entsprechenden Trend, der aber aufgrund zu kleiner Serien nicht statistisch sicherbar ist. Gruppenvergleiche zeigen, daß KMR-♂ am meisten zu der Femurlänge von *benueensis* beitragen, da nur KMR-, nicht aber NGR oder ZAR-Populationen, von den drei *doriae*-Gruppierungen signifikant verschieden sind ($p \leq 0{,}01$ für KOR und SEN, $p \leq 0{,}04$ für ÄTH).

Längere Beine als bei *doriae* finden sich ebenfalls bei den *benueensis*-♂ und -♀. Bei beiden Geschlechtern sind die Gruppen mit signifikant längeren Beinen KMR und ZAR, im Vergleich zu sowohl Nigeria als auch zu den drei *doriae*-Gruppen ($p \leq 0{,}00$). NGR ähnelt *doriae* in der Beinlänge. Unterschiede in den Fußlängen zwischen *doriae* und *benueensis* sind nicht signifikant, jedoch haben *doriae*-♂ der SEN-Gruppe signifikant längere Füße (♂ $p \leq 0{,}02$ und ♀ $p \leq 0{,}06$) als die der angrenzenden KOR-Gruppe. Unterschiede in der Länge der 4. Zehe zwischen beiden Arten waren nicht signifikant. Jedoch ergab sich eine bemerkenswerte signifikante geographische Variation. Innerhalb *benueensis* hatten KMR-♂ längere vierte Zehen als ZAR-♂ ($p \leq 0{,}03$). Innerhalb *doriae* hatten SEN-♂ längere vierte Zehen als ÄTH-♂ ($p \leq 0{,}03$) und KOR-♂ ($p \leq 0{,}00$). SEN-♂ lagen hier über NGR-♂ ($p \leq 0{,}01$) und ZAR-♂ ($p \leq 0{,}00$), aber nicht über KMR-♂. Diese übertrafen die KOR-♂ ($p \leq 0{,}03$). Unter den ♀ hatten nur die SEN-♀ längere Zehen als die KOR-♀ ($p \leq 0{,}02$).

Nur die *doriae*-♂ haben längere dritte Zehen als die von *benueensis.* Unter den ♀ wurden hier keine Unterschiede zwischen den sechs geographischen Stichproben gefunden, wohl aber eine erhebliche Variabilität unter den ♂. Innerhalb *benueensis* hatten die KMR-♂ längere dritte Zehen als die ZAR-♂ ($p \leq 0{,}00$). Innerhalb *doriae* übertrafen hier die SEN-♂ die von KOR ($p \leq 0{,}001$) und ÄTH ($p \leq 0{,}05$). SEN-♂ hatten längere dritte Zehen als die von NGR ($p \leq 0{,}00$) und ZAR ($p \leq 0{,}00$). Jedoch übertrafen hier KMR-♂ die von KOR ($p \leq 0{,}05$). ÄTH-♂ wiederum übertrafen die ZAR-♂ ($p \leq 0{,}01$).

Die dritten und vierten Finger wurden nur relativ verglichen, nicht gemessen. Diese relativen Vergleiche waren nicht signifikant linear mit der Körpergröße korreliert, dafür haben wir nur rohe Mittelwerte gegeben. Unterschiede zwischen beiden Arten blieben nicht-signifikant. NGR-♂ haben signifikant kürzere vierte Finger als KMR-♂ (p ≤ 0,02), doch blieben weitere Vergleiche innerhalb *benueensis* nicht-signifikant. Dasselbe ergaben die Vergleiche zwischen *benueensis*-♀. Innerhalb *doriae* ergab sich der einzige signifikante Unterschied in einem längeren vierten Finger bei SEN-♂ im Vergleich zu ÄTH-♂ (p ≤ 0,01).

Unterschiede in der Beckenhöhe zwischen *doriae* und *benueensis* waren nicht signifikant. Überhaupt keine Unterschiede traten unter den ♀ der sechs untersuchten Populationsgruppen auf. Unter den *benueensis*-♂ hatte die Stichprobe NGR flachere Becken als KMR (p ≤ 0,00). Unter den *doriae*-♂ gab es keine Unterschiede. ÄTH-♂ hatten signifikant höhere Becken als NGR-♂ (p ≤ 0,01), und SEN-♂ zeigten einen Trend zu höheren Becken als NGR-♂ (p ≤ 0,06).

♂, aber nicht ♀, von *benueensis* hatten signifikant breitere Becken als *doriae*-♂. Unter den geographischen ♀-Stichproben gibt es einen Trend (p ≤ 0,08), daß ÄTH-♀ breitere Becken als NGR-♀ haben. Unter den ♂ haben die Gruppen ZAR und KMR die breitesten Becken, die signifikant breiter als bei KOR (p ≤ 0,05) und ÄTH (p ≤ 0,01) sind.

Unterschiede im Ohrdurchmesser zwischen *doriae* und *benueensis* und innerhalb letzterer waren nicht signifikant. Innerhalb *doriae* haben KOR-♂ signifikant kleinere Ohröffnungen als ÄTH- und SEN-♂ (p ≤ 0,00). Sie haben ebenfalls kleinere Ohröffnungen als NGR-♂ (p ≤ 0,01) und KMR-♂ (p ≤ 0,04).

In beiden Geschlechtern hat *A. doriae* signifikant höhere Schwänze (vertikale Höhe) als *benueensis.* Eine Kovarianzanalyse mit der Körperlänge konnte nur mit ♂ durchgeführt werden, um die geographische Variabilität zu vergleichen. SEN und ÄTH haben die höchsten Schwänze, die sich signifikant von KOR (p ≤ 0,00) — innerhalb *doriae* — und — innerhalb *benueensis* — von NGR (p ≤ 0,00) unterscheiden, nicht aber von dem einzigen KMR-♂, von dem das entsprechende Maß verfügbar war. Keines der ZAR-♂ besaß einen vollständigen Schwanz, so daß bedauerlicherweise diese Gruppe für Vergleiche dieses Merkmals ausfiel. Die Schwanzhöhe ist durch laterale Kompression verursacht.

Ebenfalls bei beiden Geschlechtern von *benueensis* gibt es signifikant breitere Schwänze als bei *doriae* (vertikale Breite). Die Kovarianz der Körperlänge wurde nur bei ♂ untersucht. Dabei erwies sich die Variation innerhalb *doriae* als nicht signifikant. KMR-♂ hatten breitere Schwänze als NGR-♂ (p ≤ 0,00). Der Vergleich von entweder NGR- oder KMR-♂ mit irgendeiner der drei geographischen *doriae*-Gruppen demonstrierte signifikant breitere Schwänze für die *benueensis*-Gebiete (p ≤ 0,00).

Die Unterschiede in der Proportion der Schwanzhöhe zur Schwanzbreite sind ausgesprochen drastisch (Abb. 4). Die Darstellung zeigt, daß *doriae* viel stärker lateral komprimierte Schwänze besitzt als *benueensis* (p ≤ 0,00). Die laterale Schwanzkompression ist sexualdimorph und bei älteren *doriae*-♂ deutlich. ♂ haben signifikant stärker lateral komprimierte Schwänze als ♀ (p ≤ 0,00), jedoch ist der Merkmalszustand bei *doriae*-♀ wiederum deutlicher als bei *benueensis*-♀ (p ≤ 0,00). Bei letzterer Art besteht in dem Merkmal kein Geschlechtsunterschied. SEN- und ÄTH-♂ zeigen das größte Ausmaß an Schwanzkompression, das sie sehr deutlich von den ♂ der Gruppen NGR (p ≤ 0,00) und KMR (p ≤ 0,05 bzw. 0,03) unterscheidet. Das einzige für die Kovarianzanalyse verfügbare KOR-♂ ist subadult, während die ZAR-♂ alle leider versehrte bzw. fehlende Schwänze aufwiesen.

Der Unterschied in Schwanzform oder im Verhältnis Schwanzbreite/-höhe ist sehr auffällig, speziell wenn Exemplare gleicher Körpergröße verglichen werden.

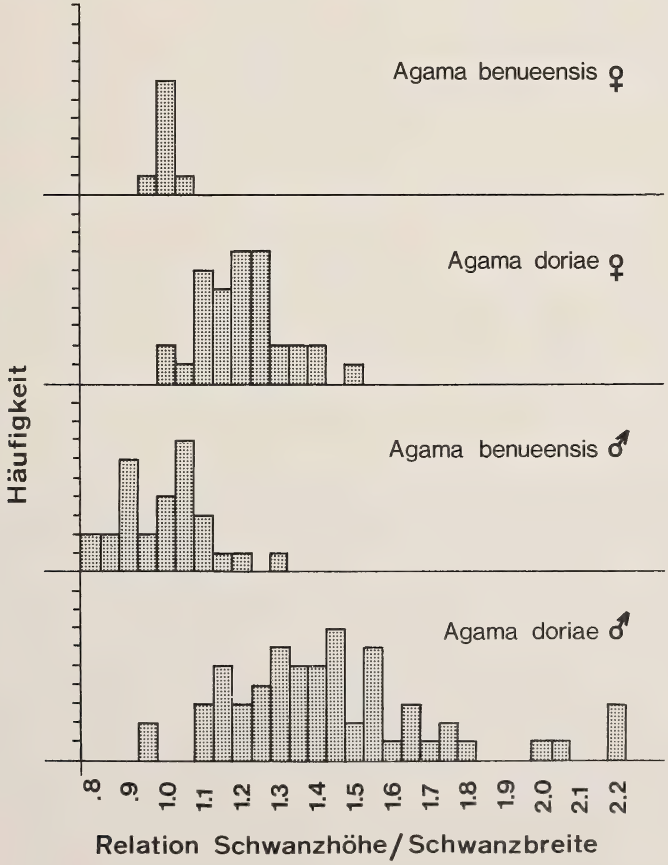


Abb. 4: Häufigkeits-Histogramm der Schwanzproportionen für *Agama benueensis* und *A. doriae*, aufgetrennt nach Geschlechtern. Häufigkeits-Skala in Einer-Gruppen.

Da es keine Unterschiede in der Körpergröße oder der Schwanzlänge zwischen voll adulten ♂ beider Arten gibt, stellt der zusammengedrückte Schwanz ein gutes taxonomisches Kriterium, nicht etwa ein ontogenetisches Phänomen, dar. Nahezu die Hälfte der *doriae*-♂ haben eine Schwanzproportion von 1,5 oder mehr (vgl. Abb. 4). Die Kompression des Schwanzes ist mit dem Alter (hier = Körpergröße) korreliert, mit einem Korrelationskoeffizienten von Körperlänge und Schwanzform von 0,62. Fünf *doriae*-♂ mit der höchsten Schwanzformproportion, nämlich 2,0 bis 2,2, hatten eine mittlere Körperlänge von 73,1. Zum Vergleich lag der entsprechend größte Proportionswert für ein *benueensis*-♂ bei 1,3, und die mittlere Körperlänge der drei ♂ mit dem größten Proportionswert lag bei 78,7 mm, lag also deutlich über dem für die *doriae*-♂ errechneten. Die Korrelation zwischen dem Verhältnis Schwanzform/Körperlänge für *benueensis*-♂ war ebenfalls statistisch signifikant mit einem Koeffizienten von 0,57.

Die lineare Regressionsgleichung für *doriae*-♂ ist $Y = .015X + 0,567$ und diejenige für *benueensis*-♂ $Y = .005X + 0,667$. Die Y-Intersepta sind nicht signifikant verschieden, aber die Gipfel unterscheiden sich deutlich ($p \leq 0,00$) und zeigen eine viel größere Zunahme der Schwanzhöhe während des Wachstums der *doriae*-♂.

Meristische Merkmale

Es bestehen keine Unterschiede in der Anzahl der Schuppen um die Körpermitte zwischen den ♂ von *doriae* und *benueensis*, aber *benueensis*-♀ haben weniger Schuppen ($p \leq 0,00$). Ebenfalls gibt es keine Unterschiede in den Dorsalia-Werten der ♂, die auf einer Standardlänge gezählt sind, wohl aber haben hier *doriae*-♀ weniger Schuppen als *benueensis*-♀ ($p \leq 0,05$). *Doriae*-♂ haben zahlreichere Lateralschuppen als *benueensis*-♂ ($p \leq 0,04$), während sich hier die ♀ nicht unterscheiden. Nach Geschlechtern getrennte Vergleiche der Ventralschuppen ergeben keine signifikanten Unterschiede, wenn sie aber zusammengefaßt werden, hat *benueensis* mehr Schuppen ($p \leq 0,02$). Diese Unterschiede konnten statistisch ermittelt werden, obwohl es erhebliche Überlappungen der Werte sowohl innerhalb der *doriae*- als auch der *benueensis*-Populationsgruppen gibt. Die Anzahl der Clunealia ist nicht statistisch verschieden. *Doriae*-♂ haben mehr Gularia ($p \leq 0,02$) als *benueensis*-♂, und es gibt einen Trend zu vermehrten Gularia auch bei *doriae*-♀. *Doriae*-♂ haben auch mehr Caudaliareihen ($p \leq 0,04$), was vielleicht mit dem stark komprimierten Schwanz zusammenhängt. Die ♀ unterscheiden sich hierin nicht.

Die Anzahl der Subdigitallamellen, der Occipital- und Internasalschuppen unterscheidet sich zwischen beiden Arten nicht. Beide *doriae*-Geschlechter haben mehr Supralabialia als *benueensis* ($p \leq 0,00$), was auch noch zutrifft, wenn die Geschlechter zusammengefaßt verglichen werden ($p \leq 0,04$). *Doriae*-♀ haben mehr Temporalia als *benueensis*-♀ ($p \leq 0,04$), während sich die ♂ hier nicht unterscheiden.

Bei Zusammenfassung der Geschlechter erweisen sich alle Vergleiche zwischen den *doriae*-Populationen als signifikant ($p \leq 0{,}00$). SEN hat die meisten Internasalia (meist 7), ÄTH ist intermediär (6 oder 7), während KOR die wenigsten (5 oder 6) besitzt. Diese Unterschiede spiegeln sich auch bei den meisten getrennt-geschlechtlichen Vergleichen wider, aber nicht allen, aufgrund zu geringer Seriengrößen. SEM-♀ schließlich haben weniger Temporalia ($p \leq 0{,}01$) als ÄTH-♀. Vergleiche unter Zusammenfassung der Geschlechter sind hier nicht signifikant.

Epigamische Merkmale

Das auffälligste Merkmal zur Unterscheidung der beiden Arten betrifft die Schwanzform: Die ♂ von *A. doriae* haben im Gegensatz zu denen von *A. benueensis* einen deutlich lateral komprimierten Schwanz. Mäßig komprimierte Schwänze besitzen auch die *doriae* ♀, signifikant stärker zusammengedrückt als bei beiden *benueensis*-Geschlechtern, aber viel weniger stark ausgeprägt im Vergleich zu den eigenen ♂. Die Details dieser Schwanzform sind bereits im Zusammenhang mit anderen metrischen Merkmalen von uns diskutiert worden. Wir vermuten, daß der komprimierte Schwanz von *doriae* eine Rolle im Imponierverhalten spielen könnte, vielleicht im Sinne einer Schlagwaffe bei innerartlichen Auseinandersetzungen. Doch könnte auch die in Seitenansicht vergrößerte Schwanzkontur eine einschüchternde Wirkung sowohl auf Artgenossen als auch auf Praedatoren ausüben (vgl. Abb. 5).

Verknüpft mit dem Unterschied im Schwanzquerschnitt ist auch das Vorhandensein eines Schwanzkammes bei adulten *doriae*-♂, der den allermeisten *benueensis*-♂ fehlt: Von der Schwanzbasis bis zu zwei Dritteln distaler Länge erstreckt sich eine Reihe medianer vergrößerter, komprimierter, dreieckiger,

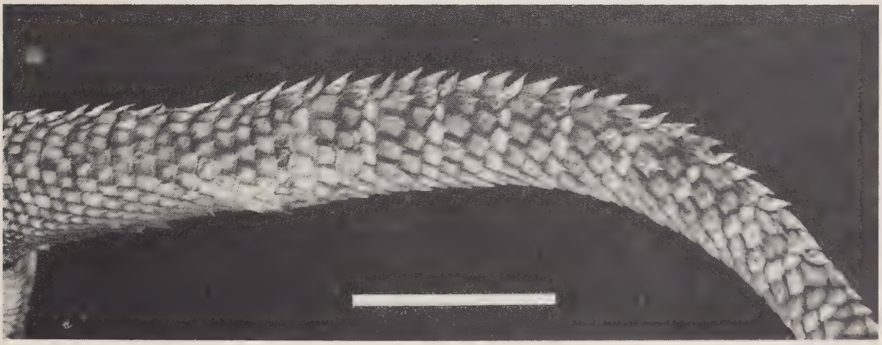


Abb. 5: Lateralansicht der proximalen Schwanzhälfte einer *Agama doriae* (ZFMK 15861) aus Äthiopien; großes ♂ mit 80 mm Körperlänge. Die mittlere Caudaliareihe bildet einen deutlichen Kamm. Die proximale Schwanzhälfte ist deutlich zusammengedrückt, 8 mm breit und 12 mm hoch. Die Linie repräsentiert 20 mm.

sägeartiger Schuppen, die einen fortlaufenden Kamm bilden und den Eindruck der lateralen Schwanzkompression noch mehr erhöhen. Die Größe dieser Lanzettschuppen vergrößert sich mit dem Alter respektive der Größe der ♂. Der Korrelationskoeffizient von drei Stadien der Kammschuppen (fehlend, mäßig ausgebildet, sehr deutlich) mit der Körperlänge beträgt 0,69. Das Verhältnis der ♂ mit deutlichen Kammschuppen betrug 42 zu 66, wobei die Ausdifferenzierung der Kammschuppen bei einer Größenklasse von 45 mm Körperlänge und mehr begann. Jungtiere und Halbwüchsige (24 aus 66) mit Körperlängen zwischen 30 und 55 mm wiesen noch keine Kammschuppen auf. Nur 7 von 37 *benueensis*-♂ besaßen Schwanzkammschuppen, aber sie waren nie so deutlich und hoch wie bei *doriae*. Kammschuppen traten überhaupt nur bei den größten Individuen auf, die Körperlängen zwischen 65 und 85 mm hatten. Jedoch eine entsprechende Anzahl weiterer ♂ derselben Größenklasse besaß solche Kammschuppen nicht. Bei *doriae* dagegen besaßen alle ♂ über 55 mm Körperlänge Schwanzkämme. Sie fehlen den ♀ beider Arten. Sowohl die laterale Kompression des Schwanzes als auch die deutlich komprimierten Kammschuppen sind in Abb. 5 dargestellt.

Das Vorhandensein eines großen, länglichen Kehlfleckes am Hinterrand der Kehlregion ist diagnostisch für *doriae*- wie für *benueensis*-♂ (Abb. 6). Juvenile ♂ zeigen diesen Fleck noch nicht. Anfangs werden zwei bilateralsymmetrische Einzelflecken angelegt, die während des individuellen Wachstums miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung ist später noch durch eine Kerbe am Vorderrand des Fleckes erkennbar. Gelegentlich bleiben die Einzelflecke auch zeitlebens getrennt oder verschmelzen nur sehr unvollkommen selbst bei großen Exemplaren (beobachtet nur bei drei *benueensis*-♂). Bei *doriae* ist die Entwicklung und die Fusion der Flecken korreliert mit der Körpergröße (Koeffizient 0,37). Das Ausmaß der pigmentierten Fläche im hinteren Bereich des Kehlsackes nimmt mit der Körpergröße zu (Koeffizient 0,33), aber die beträchtliche Variation reflektiert offenbar auch geographische Variabilität. Die pigmentierte Fläche kann ein Ausmaß von 20—35 % der Kehlregion ausmachen.

Die einzige auffällige Abwandlung des hinteren schwarzen Kehlfleckes wurde bei den fünf ♂ aus der ZAR beobachtet (Abb. 6): Bei ihnen ist der Fleck nicht länglich, sondern zweilappig mit je einem linken und rechten Horn, die bis ans vordere Ende der Kehltasche reichen.

Innerhalb *doriae* und *benueensis* können Individuen von bestimmten geographischen Gebieten stark verdunkelt sein, was nicht nur die Kehle, sondern den gesamten Hals- und Brustbereich einbeziehen kann. Böhme (1975) beschrieb solche melanistischen Tiere aus Martap (KMR). *Doriae*-Exemplare (USNM 218599—601) aus Didessa (ÄTH) sind ebenfalls verdunkelt (Abb. 6).

Der Rest der Kehlregion trägt eine schwarze Netzzeichnung oder Serien von drei oder vier Längslinien auf jeder Seite. Bei den ♀ ist die gesamte Kehle fein retikuliert. Am vorderen Ende kann bei ♂ je ein Paar kleiner, länglicher Kinn-

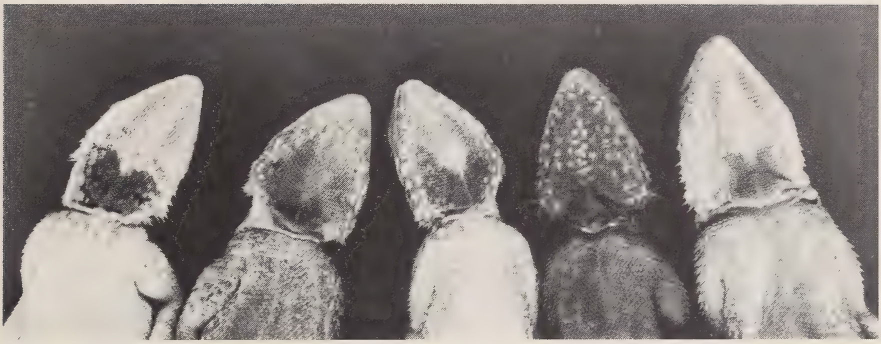


Abb. 6: Geographische Variation der Kehlzeichnung großer, adulter ♂ (von links nach rechts): *Agama benueensis*, ZFMK 15183, Kamerun, ZFMK 33728 und 33729, ZAR, sowie *Agama doriae*, USNM 218599 und ZFMK 15861, Äthiopien. Einzelheiten im Text.

flecken von schwarzer Farbe auftreten. Diese Kinnflecken sind charakteristisch für große, geschlechtsreife NGR-♂ von *benueensis*. Die minimale Körperlänge von ♂, bei denen Kinnflecken zu sehen waren, beträgt ungefähr 70 mm, was die meisten untersuchten ♂ hier bereits ausschließt. Jedoch tragen nicht alle *benueensis*-Populationsgruppen diese Kinnflecken, da die meisten großen KMR-♂ sie vermissen lassen. Desgleichen haben auch nicht alle großen NGR-♂ diese vorderen Kehlflecken, während zwei große ♂ aus Martap (KMR) (ZFMK 15192—93) sie besitzen. Anfangs glaubten wir, der häufige Besitz vorderer Kinnflecken sei geeignet, *benueensis* von *doriae* zu unterscheiden, jedoch fanden wir sie auch bei einem großen ÄTH-*doriae*-♂ (ZFMK 15861, vgl. Abb. 6). Die *benueensis*-♂ aus der ZAR haben keine vorderen Kinnflecken, würden sich der Situation aber annähern, wenn die vorderen Spitzen der Hörner des hinteren Kehlfleckes isoliert wären (vgl. Abb. 6). ♀ beider Arten besitzen nie eine derartige Kehlfleckung.

Nur die ♂, unter Einschluß der meisten juvenilen, besitzen epidermale kallöse Präkloakaldrüsen. Sie sind meist in einer einzigen Querreihe von 8—14 Drüsenschuppen vorhanden, gelegentlich findet sich eine zweite, kürzere Reihe direkt vor der ersten. *Doriae*-♂ haben 8—14 ($\bar{x}$ = 10,12, s = 1,13), *benueensis*-♂ 8—13 ($\bar{x}$ = 10,65, s = 1,25) solcher Kallusdrüsen. Die Unterschiede zwischen den Arten und zwischen den sechs geographischen Regionen sind statistisch nicht signifikant.

Zusammenfassende Erörterung

Diese Arbeit verfolgte zwei Ziele:

1. wollten wir demonstrieren, daß *Agama doriae* und *A. benueensis* geographi-

sche Populationen sind, die den westlich-zentralen und den östlichen Teil des subsaharischen Savannengürtels Afrikas bewohnen und vormals eine einheitliche, zusammenhängende Population gebildet haben.

2. wollten wir auf der Grundlage statistischer Vergleiche zahlreicher metrischer, meristischer und epigamischer Merkmale entscheiden, ob *doriae* und *benueensis* als getrennte Schwesterarten, als Unterarten oder aber als einzige geographisch variable Art aufgefaßt werden müssen.

Beide Arten erreichen ähnliche Körpergrößen, so daß morphometrische Maße der Gliedmaßen, des Schwanzes und des Kopfes durch Kovarianzanalysen verglichen werden konnten. Adulte *benueensis*-♂ haben breitere Köpfe als die *doriae*-♂, und es gibt einen leichten Trend für längere Köpfe. Nur die NGR-♂ sind flachköpfiger. Daher führen sich die Unterschiede in den Kopfdimensionen zwischen den beiden Taxa hauptsächlich auf die NGR-Populationen zurück.

In beiden Geschlechtern ist *benueensis* langbeiniger als *doriae*. Jedoch sind hier die KMR- und ZAR-Stichproben für die Unterschiede verantwortlich. Vergleicht man NGR-Stichproben mit *doriae*, ergeben sich die Unterschiede nicht. Wahrscheinlich korreliert mit den längeren Extremitäten sind auch die breiteren Beckenpartien bei *benueensis*-♂, die funktionell mit gesteigerter laufbezogener Lokomotion verbunden sein könnten. Wieder sind es die KMR-♂, die die breitesten Becken haben und daher am meisten zu den statistischen Unterschieden zwischen den zwei Taxa beisteuern.

Unterschiede in Kopf- und Unterschenkelabmessungen sind anscheinend durch verschiedene ökologische Anpassungen bedingt, die statistisch sowohl innerhalb *doriae* als auch *benueensis* sowie auch zwischen beiden variieren. Die statistische Signifikanz dieser Vergleiche ist einfach durch den Einschluß von Exemplaren bedingt, die aus Regionen stammen, wo extremere Anpassungen auftreten.

Der einzige metrische Merkmalskomplex, der wirklich diagnostisch für die beiden Arten ist, betrifft die Schwanzform im Querschnitt, das heißt das Verhältnis Schwanzbreite zu Schwanzhöhe, gemessen vier Standardlängen distal zur Kloake. Ein *doriae*-♂ mit wenigstens 50 mm Körperlänge (zutreffend auf 51 von 67 untersuchten) müßte nach dem Modell linearer Regression ein Proportionsverhältnis von 1,3 haben, was dem höchsten für *benueensis*-♂ ermittelten Wert entspricht. Ein Verhältnis von 1,3 oder mehr wurde bei 44 von 61 *doriae*-♂ beobachtet. Selbst für *doriae*-♂ mit wenigstens 40 mm Körperlänge, die eine Schwanzproportion von 1,17 (62 von 67 untersuchten ♂) erwarten lassen würden, läge dieser Wert höher als für alle *benueensis*-♂, mit Ausnahme dreier. Ein Verhältnis von 1,15 oder mehr wurde bei 56 von 61 *doriae*-♂ ermittelt. 26 von 29 *benueensis*-♂ hatten dagegen eine Schwanzproportionsbeziehung von 1,10 oder weniger. Daher können die ♂ von *doriae* und *benueensis* leicht anhand der Schwanzform unterschieden werden, d. h. dem Ausmaß der lateralen Kompression; lediglich Jungtiere oder kleine subadulte ♂ von weniger als 40 mm Körperlänge sind hiervon ausgenommen (Abb. 4).

Dasselbe Unterscheidungsmuster kann auch an ♀ beobachtet werden. Eine Schwanzproportion von 1,10 oder mehr wurde von 33 aus 35 *doriae*-♀ gezeigt, was über den Werten aller 8 *benueensis*-♀ liegt und fast die Hälfte des Wertes der *benueensis*-♂ ausmacht.

Leider wiesen alle Exemplare der kleinen, neunköpfigen *benueensis*-Serie aus der ZAR nahe der Basis abgebrochene Schwänze auf. Die geographisch nächste Population ist die KOR-Gruppierung von *doriae*. Jedoch waren die Angehörigen dieser Serie (n = 8) alle sehr kleinwüchsig, die ♂ wahrscheinlich erst subadult. Ob es Annäherungen in der Schwanzform zwischen diesen beiden Populationen gibt, kann daher zur Zeit nicht geprüft werden.

Obwohl die Mittelwerte der Schuppen um die Rumpfmitte für beide Arten signifikant verschieden sind, legt die geographische Verteilung nahe, daß es keinen echten Unterschied gibt. Zu dem Unterschied tragen vor allem die großen Schuppen der KMR-Population bei, was den klinalen Trend verdeutlicht, auf den zuerst Grandison (1968) aufmerksam machte. Dasselbe gilt für andere Schuppenzahlen. Alle Schuppen der Kopfregion variieren geographisch beträchtlich, weshalb sich nur wenige Unterschiede beim Artenvergleich als signifikant erwiesen. Jedoch hat *doriae* mehr Supralabialia und Infralabialia, aber die Unterschiede gegenüber *benueensis* sind aufgrund breiter Überlappungen nicht als diagnostisch zu verwerten.

Die Hauptunterschiede zwischen *doriae* und *benueensis* sind epigamisch, das heißt, es handelt sich um Unterschiede zwischen den ♂, solche Strukturen betreffend, die eine adaptive Bedeutung im Sozial- und Fortpflanzungsverhalten haben. Die starke laterale Kompression des Schwanzes der *doriae*-♂ dürfte in enger Beziehung zum Verhalten der Tiere stehen und funktionell durch seitliches Schwanzschlagen korrelierbar sein. Verbunden damit ist das Auftreten des Schwanzkammes bei *doriae*-♂, der bei *benueensis* höchst selten vorkommt. Der Mangel an Daten zur Schwanzproportion der ZAR-♂ und der subadulten KOR-♂ hindert uns vorläufig daran, die Hypothese der Schwanzunterschiede beider Arten an diesen beiden geographisch einander am nächsten liegenden Populationen zu testen.

♂ beider Arten besitzen hintere Kehlflecken, die zwar in der Größe und dem Ausmaß der Verschmelzung ontogenetisch variieren, zwischenartlich aber keine Unterschiede zeigen. Die ZAR-♂ haben hier eine deutliche Sonderstellung, indem ihre Gularflecken zweilobig sind und nach vorn auslaufende Apices aufweisen.

Nur große, geschlechtsreife *benueensis*-♂ mit einer Körperlänge von wenigstens 70 mm besitzen paarige Kinnflecken, elliptische schwarze Flecken im vorderen Kehlbereich. Sie fehlen jedoch den Stichproben KMR und ZAR. Außerdem wurden sie aber bei einem ÄTH-*doriae*-♂ gefunden, woraus hervorgeht, daß das genetische Potential zur Ausbildung solcher Flecken auch bei der östlichen Art vorhanden ist.

Innerhalb *benueensis* ist die NGR-Population die am meisten abweichende, mit einer Gesamtzahl von 15 metrischen und meristischen Merkmalen, in denen sie sich statistisch von KMR unterscheidet, von 6 Merkmalen, wenn sie mit ZAR verglichen wird. Nur 6 statistische Unterschiede wurden zwischen KMR und ZAR gefunden. Jedoch ist keiner dieser Unterschiede diagnostisch fixiert, und die Abtrennung der NGR-Population als eigene Unterart erscheint nicht gerechtfertigt.

Summiert man innerhalb *doriae* die statistischen Unterschiede, metrische und meristische, so erscheint die SEN-Population am divergentesten. Insgesamt fanden wir 8 meristische Unterschiede zwischen ÄTH und SEN, 4 zwischen ÄTH und KOR, und 4 zwischen KOR und SEN. An metrischen Unterschieden ergaben sich 3 zwischen SEN und ÄTH, 6 zwischen SEN und KOR und 2 zwischen KOR und ÄTH. Daher sind ÄTH und KOR einander sehr ähnlich und SEN hat von beiden etwa den gleichen Abstand. Jedoch ist auch hier keiner der Unterschiede diagnostisch fixiert, so daß eine Abtrennung der SEN-Population als eigene Unterart unerwünscht erscheint. Daher ist auch die Aufteilung von *doriae* in drei verschiedene Unterarten nicht aufrecht zu erhalten, zumal größere statistische Unterschiede zwischen den *benueensis*-Gruppierungen bestehen, für die eine subspezifische Teilung nicht durchgeführt wird.

Wir können also, aufgrund der beträchtlichen geographischen Variationen innerhalb beider Arten, und aufgrund der Tatsache, daß manche Merkmale bei der einen Art eine hohe, fast diagnostische Häufigkeit haben, bei der anderen eine niedrige, *Agama doriae* und *Agama benueensis* nicht länger als getrennte Arten auffassen. Die Merkmale, die statistisch am unterschiedlichsten sind, sind epigamisch und könnten als Vorpaarungs-Isolationsmechanismen funktionieren. Wenn *doriae* und *benueensis* sich heute als allopatrisch darstellen, und wenn sie in Zukunft Kontakt miteinander haben sollten, wäre es denkbar, daß diese epigamischen Merkmale dazu beitragen, beide reproduktiv voneinander zu isolieren. Jedoch sind weitere Aufsammlungen aus dem kritischen Gebiet der ZAR und dem Westen des Sudan erforderlich, um Sicherheit zu erlangen, ob Sympatrie oder aber eine zusammenhängende Verbreitung besteht. Bis zusätzliches Material aus diesen Gegenden vorliegt, welches (mit intakten Schwänzen!) Aufschluß über die Häufigkeit der jetzt als Trennmerkmale benutzten Kriterien gerade bei diesen Tieren erlaubt, können wir nur den Schluß ziehen, daß *doriae* und *benueensis* taxonomisch nur als Unterarten differenziert sind: *Agama doriae doriae* und *Agama doriae benueensis*. Die nominellen Unterarten *sennariensis* und *cordofanensis* können aufgrund unserer Analyse nicht aufrecht erhalten werden und werden von uns als Synonyme zu *Agama doriae doriae* aufgefaßt.

Danksagung

Wir danken allen Kolleginnen und Kollegen, die für die im Abschnitt 'Verbreitung' mit angeführten Sammlungen zuständig sind und die uns ihr Material durch Gastfreundschaft oder durch Ausleihe zugänglich gemacht haben. Wir bedanken uns auch bei Fräulein Ursula Bott (ZFMK) für die Ausführung der Zeichnungen.

Der Erstautor ist dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für ein prä- (1976—1977) und ein postdoktorales (1981) Stipendium verpflichtet, das ihm die Bearbeitung des Materials in den europäischen Sammlungen ermöglichte. Er dankt auch der Universität Ohio für Computer-Zugang und die Bereitsstellung weiterer Hilfsmittel.

Zusammenfassung

166 Exemplare der Artengruppe *Agama doriae / A. benueensis* wurden nach 35 morphologischen Merkmalen analysiert und statistisch ausgewertet. Ihre Verbreitung wird auf erläuterten Punktkarten ausführlich dargestellt. Die Ergebnisse zeigen, daß innerhalb beider Arten keine taxonomisch relevanten Gruppierungen abgrenzbar sind, und daß beide nominellen Arten als Subspezies einer einzigen Art *Agama doriae* aufzufassen sind. Die nominellen Unterarten *sennariensis* und *kordofanensis* stellen Synonyme zur Nominat-Unterart dar.

Summary

166 specimens of the species complex *Agama doriae / A. benueensis* have been studied in 35 morphological characters, which were statistically analyzed. Their distribution is documented in plotted maps. The results demonstrate that within both species there are no taxonomically relevant subdivisions possible, and that both nominal species are in fact subspecies of the same species *Agama doriae*. The nominal subspecies *sennariensis* and *cordofanensis* are synonyms of the nominate subspecies.

Literatur

Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr., 26: 2—48.

— (1978): Zur Herpetofaunistik des Senegal. — Bonn. zool. Beitr., 29: 360—417.

Grandison, A.C.G. (1968): Nigerian lizards of the genus *Agama* (Sauria: Agamidae). — Bull. Brit. Mus. nat. Hist., London, (Zool.) 17: 1—90.

Joger, U. (1981): Zur Herpetofaunistik Westafrikas. — Bonn. zool. Beitr., 32: 297—340.

— (1982): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr., 33: 313—342.

Leviton, A.E., R. McDiarmid, S. Moody, M. Nickerson, J. Rosado, O. Sokol & H. Voris (1980): Museum acronyms — second edition. — Herpetol. Rev., 11: 93—102.

Monard, A. (1951): Résultats de la mission zoologique suisse au Cameroun. — Mém. Inst. fr. Afr. noire, Dakar, (Sci. nat.) 1: 1—244.

Wermuth, H. (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Agamidae. — Das Tierreich, Berlin, 86: 1—127.

Werner, F. (1919): Wissenschaftliche Ergebnisse der mit Unterstützung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien aus der Erbschaft Treitl von F. Werner unternommenen zoologischen Expedition nach dem Anglo-ägyptischen Sudan (Kordofan) 1914. IV. Bearbeitung der Fische, Amphibien und Reptilien. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 96: 437—509.

Anschrift der Verfasser: Dr. Scott M. Moody, Department of Zoological and Biomedical Sciences and College of Osteopathic Medicine, Ohio University, Athens, Ohio 45701, U.S.A.; Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Appendix 1: Statistische Vergleiche metrischer Merkmale von *Agama benueensis*, *Agama doriae* und den drei geographischen Regionen innerhalb jeder Art. Signifikanzen nur für die Artvergleiche sind auf der äußersten rechten Kolumne mit Sternchen angegeben: *: p = gleich oder kleiner als 0,05, **: p = gleich oder kleiner als 0,03, ***: p = gleich oder kleiner als 0,01. Das Fehlen eines Sternchens zeigt einen nicht-signifikanten Unterschied an. Signifikante Unterschiede für geographische Regionalvergleiche werden im Text angegeben. An die lineare kovariante Körperlänge angepaßte Mittelwerte werden für die Merkmale 03–10, 12–13 und 16 gegeben, sowie, nur für ♂ 02, 14–15 und 17. Rohe Mittelwerte sind aufgelistet für die Merkmale 01 und 11 sowie, nur für ♂ und vollständige Exemplare, 02, 14–15 und 17. Abkürzungen: $\bar{x}$ = Mittelwert, s = Standardabweichung, n = Stichprobengröße.

Merkmal	sex	Nigeria $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	Kamerun $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01. Körperlänge	♂	67.91	12.89	44–85	16	52.23	10.49	37–71	22
	♀	41.63	2.75	40–45	3	44.86	8.48	33–60	[illegible]
	♂ + ♀	63.79	15.32	40–85	19	50.45	10.40	33–71	29
02. Schwanzlänge	♂	149.67	28.20	104–109	6	130.78	27.0	89–165	9
	♀	99.00	11.27	92–112	3	96.00	11.31	88–104	2
	♂ + ♀	132.78	34.21	92–190	9	124.45	28.18	88–165	
03. Kopflänge	♂	21.26	3.41	17–29	16	21.70	2.95	15–25	15
	♀	17.77	1.61	15–18	3	18.24	1.89	14–20	5
	♂ + ♀	20.27	4.24	15–29	19	20.70	2.98	14–25	29
04. Kopfbreite	♂	15.63	2.44	12.2–21	16	15.65	2.18	10.8–17.6	15
	♀	13.37	0.49	11.9–12.8	3	13.37	1.66	15.8–10.6	5
	♂ + ♀	14.96	2.91	11.9–21	19	14.99	2.23	10.6–17.6	28
05. Kopfhöhe	♂	10.25	1.74	8–14	16	10.97	1.35	7.3–12.5	15
	♀	9.23	0.66	7.7–9.0	3	9.35	1.07	8.0–10.7	5
	♂ + ♀	9.88	1.95	7.7–14.0	19	10.48	1.43	7.3–12.5	23
06. Oberschenkellänge	♂	18.59	3.82	13.5–26.5	16	19.72	3.01	13–23	15
	♀	15.29	1.61	12.5–15.5	3	16.26	2.05	13–19	5
	♂ + ♀	17.64	4.46	12.5–26.5	19	18.71	3.10	13–23	28
07. Unterschenkellänge	♂	16.80	2.72	13–22	16	18.98	2.77	13–22	15
	♀	14.21	[illegible]	12–14	3	15.61	2.12	12–18.5	5
	♂ + ♀	16.02	3.52	[illegible]	19	18.04	2.93	12–22	28
08. Fußlänge	♂	19.02	2.57	16–24.5	16	19.30	2.81	13–22	15
	♀	14.67	1.26	13.5–16	3	15.60	1.57	13–18	5
	♂ + ♀	18.22	3.39	13.5–24.5	19	18.44	2.83	13–22	29
09. Länge der 4. Zehe	♂	10.46	1.40	9.5–13.5	16	10.93	1.66	7.5–12.5	15
	♀	8.80	0.76	7.5–9.0	3	9.17	1.10	7.0–10.5	5
	♂ + ♀	10.04	1.83	7.5–13.5	19	10.42	1.69	7–12.5	29
10. Länge der 3. Zehe	♂	9.89	1.41	8.5–13.0	16	10.43	1.48	7.5–12.0	15
	♀	8.41	0.58	7.5–8.5	3	8.94	0.95	7–10	5
	♂ + ♀	9.52	1.75	7.5–13	19	9.99	1.47	7–12	29
11. Fingerlänge	♂	3.44	0.51	3–4	16	3.91	0.62	3–5	21
	♀	3.67	1.16	3–5	3	3.56	1.07	3–5	7
	♂ + ♀	3.47	0.61	3–5	19	3.89	0.74	3–5	28
12. Beckenhöhe	♂	10.01	2.30	7–15	16	11.03	1.90	7–13.1	15
	♀	8.62	0.51	7–8	3	8.60	1.35	6–11.9	5
	♂ + ♀	9.49	2.61	7–15	19	10.31	2.12	6–13.1	26
13. Beckenbreite	♂	11.20	2.3	8.5–17	16	11.67	1.96	7.1–13.2	15
	♀	8.97	1.13	7–9	3	9.92	1.73	6.2–11.7	5
	♂ + ♀	10.59	2.86	7–17	19	11.09	1.99	6.2–13.2	26
14. Schwanzhöhe	♂	5.24	1.88	3.2–10.0	12	6.91	1.64	1.8–6.9	4
	♀	2.73	0.68	2.2–3.5	3	3.20	1.70	2.0–5.7	4
	♂ + ♀	5.78	2.22	2.2–10	18	4.77	1.82	1.8–6.9	18
15. Schwanzbreite	♂	5.73	1.68	3.0–9.0	12	6.76	1.74	2.3–7.7	4
	♀	2.77	0.64	2.3–3.5	3	3.13	1.55	2.0–5.4	4
	♂ + ♀	5.46	1.98	2.3–9.0	18	5.13	1.99	2.0–7.7	18
16. Ohrdurchmesser	♂	3.18	0.42	2.8–4.0	16	3.12	0.42	2.3–3.7	15
	♀	2.86	0.15	2.5–2.8	3	2.65	0.27	2.1–2.8	5
	♂ + ♀	3.08	0.49	2.5–4.0	19	2.99	0.44	2.1–3.7	29
17. Schwanzform	♂	0.94	0.09	0.9–1.3	12	1.02	0.09	0.8–1.1	4
	♀	0.99	0.02	1.0–1.0	3	1.01	0.03	1.0–1.1	4
	♂ + ♀	1.05	0.09	0.9–1.3	18	0.94	0.09	0.8–1.1	18

Merkmal	sex	ZAR $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	*Agama benueensis* $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01	♂	58.10	11.14	44–68	5	58.74	13.43	37–85	43
	♀	44.50	2.48	41–47	4	44.1[illegible]	6.11	33–60	14
	♂ + ♀	52.06	10.76	41–68	9	55.15	13.58	33–85	57
02.	♂	—	—	—	—	144.99	28.15	89–190	6
	♀					97.80	9.91	88–112	5
	♂ + ♀			–		125.20	36.48	88–190	20
03.	♂	21.24	3.15	17–24	5	21.44	3.59	15–29	36
	♀	18.12	1.19	15.5–18	3	18.13	1.59	14–20	11
	♂ + ♀	20.27	3.10	15.5–24	9	20.46	3.77	14–29	47
04.	♂	15.37	2.50	12.4–18.1	5	15.60	2.61	10.8–21.0	36
	♀	13.35	0.80	11.6–13.5	3	13.36	1.27	10.6–15.8	11
	♂ + ♀	14.72	2.28	11.6–18.1	9	14.93	2.71	10.6–21.0	47
05.	♂	10.55	1.78	8.3–12.1	5	10.60	1.60	7.3–14.0	36
	♀	9.23	0.49	8.1–9.1	3	9.31	0.78	7.7–10.7	11
	♂ + ♀	10.12	1.56	8.1–12.1	9	10.18	1.70	7.3–14.0	47
06.	♂	19.34	3.05	15.5–22	5	19.17	3.54	13.0–26.5	36
	♀	16.64	1.65	13.5–17	3	16.11	1.84	12.5–19	11
	♂ + ♀	18.50	3.12	13.5–22	9	18.25	3.75	12.5–26.5	47
07.	♂	18.61	2.60	15–21	5	17.99	2.74	13.0–22.0	36
	♀	15.82	1.19	13.5–16	3	15.31	1.83	12.0–18.5	11
	♂ + ♀	17.70	2.6	13.5–21	9	17.17	3.02	12.0–22.0	47
08.	♂	18.62	2.18	16–21	5	19.08	3.00	13.0–24.5	36
	♀	15.83	1.11	14.5–17	3	16.17	1.41	13.0–18.0	11
	♂ + ♀	18.03	2.10	14.5–21	9	18.28	3.17	13.0–24.5	47
09.	♂	9.97	0.89	9–11	5	10.59	1.65	7.5–13.5	36
	♀	9.21	0.71	8.0–9.5	3	9.08	0.93	7.0–10.5	11
	♂ + ♀	9.79	0.90	8–11	9	10.16	1.75	7.0–13.5	47
10.	♂	9.26	0.98	8–10.5	5	10.03	1.54	7.5–13.0	36
	♀	8.84	0.75	7.5–9	3	8.78	0.82	7.0–10.0	11
	♂ + ♀	9.21	0.88	7.5–10.5	9	9.67	1.59	7.0–13.0	47
11.	♂	4.00	0.71	3–5	5	3.74	0.63	3–5	42
	♀	3.50	0.58	3–4	4	3.71	0.91	3–5	14
	♂ + ♀	3.78	0.67	3–5	9	3.73	0.70	3–5	56
12.	♂	10.41	2.17	7.5–13.1	5	10.50	2.20	7.0–15.0	36
	♀	8.67	1.26	6.8–9.3	3	8.62	1.52	6.0–11.9	[illegible]
	♂ + ♀	9.84	2.15	6.8–13.1	8	9.90	2.40	6.0–15.0	47
13.	♂	11.91	2.63	8.1–14.6	5	11.51	2.42	7.1–17.0	36
	♀	9.75	1.15	8.1–10.3	3	9.67	1.48	6.2–11.7	11
	♂ + ♀	11.16	2.54	8.1–14.6	8	10.90	2.55	6.2–17.0	47
14.	♂	—	—	—	—	5.67	1.84	1.8–10.0	29
	♀	2.1	0.0	2.1–2.1	1	2.89	1.23	2.0–5.7	8
	♂ + ♀	2.1	0.0	2.1–2.1	1	5.19	2.10	1.8–10	37
15.	♂	—	—	—	—	6.0	1.69	2.3–9.0	29
	♀	2.1	0.0	2.1–2.1	1	2.86	1.13	2.0–5.4	2
	♂ + ♀	2.1	0.0	2.1–2.1	1	5.21	2.01	2.0–9.0	37
16.	♂	3.05	0.63	2.1–3.7	5	3.14	0.51	2.1–4.0	36
	♀	2.81	0.32	2.4–3.1	3	2.75	0.30	2.1–3.1	11
	♂ + ♀	2.99	0.50	2.1–3.7	9	3.02	0.52	2.1–4.0	47
17.	♂	—	—	—	—	0.99	0.12	0.8–1.3	29
	♀	1.0	0.0	1.0–1.0	1	1.00	0.03	0.9–1.1	8
	♂ + ♀	1.0	0.0	1.0–1.0	1	0.99	0.11	0.8–1.3	37

Merkmal	sex	Westsudan-Kordofan $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	Zentralsudan und Somalia $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01		[illegible]	2.01	50–55	[illegible]	54.88	11.98	[illegible]	[illegible]
	♀	38.00	0.00	38–38	1	43.29	4.12	36–49	7
	♂ + ♀	51.87	5.91	38–55.5	8	52.62	11.78	36–87	36
02.	♂	132.5	2.52	130–136	4	127.72	28.75	87–185	18
				–		100.[illegible]	[illegible]	[illegible]–110	6
		[illegible]	2.52	[illegible]	4	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
03.	♂	21.26	0.70	19.5–21	5	21.47	3.46	14–27	24
	♀	17.43	0.0	15–15	1	18.09	1.69	13–18	4
	♂ + ♀	20.32	1.95	15–21	8	20.56	3.51	13–27	36
04.	♂	14.74	0.94	12.5–15.5	5	15.02	2.18	9.9–18	24
		[illegible]	0.0	10.5–10.5	1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
		14	1.55	[illegible]	[illegible]	14.49	[illegible]	[illegible]	[illegible]
05.	♂	10.74	0.66	9.5–11.5	5	10.75	1.59	7.2–13.5	24
	♀	8.46	0.0	7.2–7.2	1	9.40	0.40	8.1–9.2	4
	♂ + ♀	10.19	1.29	7.2–11.5	8	10.35	1.55	7.2–13.5	32
06.	♂	17.58	0.99	15–18	5	18.33	3.36	11–22.5	24
		[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
07.	♂	16.60	0.84	14.5–17	5	16.96	2.73	11–21.5	24
		13.79	0.0	11.7–11.7	1	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
08.	♂	18.06	0.95	15.5–18.5	5	19.53	3.18	13–26	24
	♀	13.00	0.0	13.0–13.0	1	16.37	1.54	13–18	1
	♂ + ♀	17.28	1.58	13–18.5	8	18.85	3.12	13–26	36
09.	♂	9.98	0.41	9–10	5	11.20	1.68	8–14	24
	♀	7.95	0.0	7–7	1	9.85	1.10	9–11	3
	♂ + ♀	9.52	0.96	7–10	7	10.81	1.73	8–14	36
10.	♂	9.65	0.63	8.5–10	5	10.72	1.66	7.5–14	24
	♀	7.88	0.0	7–7	1	9.19	0.71	7.5–9.5	4
	♂ + ♀	9.24	0.95	7–10	7	10.32	1.67	7.5–14	35
11	♂	3.50	0.84	3–5	6	3.90	0.86	2–5	29
		1.00	0.0	1–1	1	4.11	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	♂ + ♀	3.14	1.21	1–5	7	3.94	0.79	2–5	36
12.	♂	10.19	0.55	8.5–10	5	10.61	2.3	6–15	24
		[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	9.67	1.05	6.7–10	8	10.08	2.27	5.9–15	35
13.	♂	10.72	0.61	9–11	5	11.17	2.36	6–15.5	24
	♀	9.12	0.0	7.5–7.5	1	9.48	0.49	7.0–9.0	4
	♂ + ♀	10.22	1.09	7.5–11.0	8	10.61	2.31	6.0–15.5	34
14.	♂	5.55	0.75	3.2–5.2	4	6.97	2.56	2.7–11.0	20
	♀	2.50	0.0	2.5–2.5	1	2.97	0.32	2.5–3.5	7
	♂ + ♀	4.12	1.04	2.5–5.2	6	5.09	2.53	2.5–11.0	31
15.	♂	4.50	0.61	3.0–4.6	4	4.55	1.18	2.0–6.7	20
	♀	2.3	0.0	2.3–2.3	1	2.69	0.33	2–3	7
	♂ + ♀	3.73	0.89	2.3–4.6	6	3.69	1.18	2.0–6.7	31
16.	♂	2.80	0.21	2.4–3.0	5	3.18	0.40	2.2–3.8	24
	♀	2.49	0.0	2.2–2.2	1	2.85	0.21	2.5–3.0	6
	♂ + ♀	2.71	0.25	2.2–3.0	8	3.08	0.41	2.2–3.8	35
17	♂	1.20	0.03	1.1–1.1	4	1.51	0.31	0.9–2.2	20
	♀	1.09	0.0	1.1–1.1	1	1.11	0.08	1.1–1.3	7
	♂ + ♀	1.10	0.03	1.1–1.1	6	1.33	0.30	0.9–2.2	33

Merkmal	sex	Äthiopien $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	*Agama doriae* $\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	
01		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
	♀	52.07	7.75	33–73	34	50.27	8.10	33–73	42	***
	♂ + ♀	55.72	10.40	33.5–80	65	54.42	10.67	33–87	109	
02	–	[illegible]	[illegible]	[illegible]–101	[illegible]	140.13	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]–114	4	
		[illegible]	24.22	52–151	41	124.39	[illegible]	[illegible]–191	69	
03.	♂	21.90	3.17	14–28	30	21.67	3.25	14–28	59	
	♀	18.51	1.97	14–24	32	18.42	2.20	13–24	37	
	♂ + ♀	20.52	2.99	14–28	65	20.52	3.13	13–28	96	
04.	♂	15.25	2.01	10.0–18.5	30	15.12	[illegible]	[illegible]	[illegible]	***
		[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	***
05	♂	10.85	1.49	[illegible]	30	10.80	1.60	[illegible]	[illegible]	
	♀	9.41	1.01	7.0–12.8	32	9.37	0.78	7.7–10.7	37	
	♂ + ♀	10.30	1.40	7–14	65	10.30	1.43	7.0–14.0	96	
06.	♂	18.66	3.47	10.5–26	30	18.43	3.35	10.5–26.0	[illegible]	**
				[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]		
				[illegible]	[illegible]		[illegible]	[illegible]	[illegible]	***
07	♂	17.[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	***
		[illegible]	[illegible]	[illegible]		[illegible]		[illegible]		**
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	***
08	♂	18.96	2.94	13–26	30	19.11	2.97	13.0–26.0	59	
	♀	16.41	1.66	12.5–19.5	32	16.08	1.69	12.5–19.5	37	
	♂ + ♀	17.69	2.73	12.5–26	65	18.00	2.82	12.5–26.0	96	
09	♂	10.69	1.76	7.5–14.5	30	10.83	1.69	7.5–14.5	59	
		9.19	[illegible]	[illegible]–11	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	10.07	1.54	7–14.5	65	10.25	1.60	7.0–14.5	96	
10.	♂	10.30	1.61	7–14	30	10.41	1.61	7.0–14.0	59	**
	♀	8.89	0.87	6.5–11.0	32	8.89	0.92	6.5–11.0	37	
	♂ + ♀	9.71	1.43	6.5–14	65	9.86	1.50	6.5–14.0	96	
11.	♂	3.61	0.56	3–5	31	3.73	0.74	2–5	[illegible]	
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	0.60	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	3.5	0.64	2–5	65	3.64	0.77	1–5	108	
12	♂	10.77	2.11	6–15	30	10.65	2.17	6.0–15.0	59	
		[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	9.98	1.95	5.4–15	65	9.99	2.02	5.4–12.0	96	
13	♂	10.79	2.20	6–15.5	30	10.93	2.16	6.0–15.5		
	♀	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	10.69	1.92	6–15.5	65	10.61	2.02	6.0–15.5	96	
14	♂	7.57	2.22	2.5–11.0	26					
	♀	3.27	[illegible]	[illegible]	[illegible]					
	♂ + ♀	5.39								
15.	♂	4.98								
	♀	2.70								
	♂ + ♀	3.82								
16	♂	3.25	0.47							
	♀	2.77	0.32							
	♂ + ♀	3.04	0.45							
17.	♂	1.52	0.24							
	♀	1.22	0.12							
	♂ + ♀	1.37	0.24							

Appendix II: Statistische Vergleiche meristischer Merkmale von *Agama benueensis*, *Agama doriae* und der drei geographischen Regionen innerhalb jeder Art. Signifikanzen

Merkmal	sex	Nigeria				Kamerun			
		x̄	s	Grenzwerte	n	x̄	s	Grenzwerte	n
01. Körperschuppen	♂	83.38	7.77	67–92	16	72.73	4.26	66–82	22
	♀	73.67	4.62	71–79	3	73.29	2.43	71–77	7
	♂ + ♀	81.84	8.12	67–92	19	72.86	3.86	66–82	29
02. Rückenschuppen	♂	12.50	1.97	9–15	16	11.05	1.05	9–13	22
	♀	11.33	1.16	10–12	3	11.29	1.60	10–14	7
	♂ + ♀	12.32	1.89	9–15	19	11.10	1.18	9–14	29
03. Seitenschuppen	♂	16.25	1.65	13–19	16	13.32	1.32	11–16	22
	♀	15.67	2.08	14–18	3	14.00	2.52	11–18	7
	♂ + ♀	16.16	1.67	13–19	19	13.48	1.66	11–18	29
04. Bauchschuppen	♂	18.38	1.89	15–23	16	17.04	1.46	15–20	22
	♀	17.67	0.58	17–18	3	16.86	2.27	14–21	7
	♂ + ♀	18.26	1.76	15–23	19	17.00	1.65	14–21	29
05. Kehlschuppen	♂	37.94	2.77	34–43	16	33.85	1.84	29–36	20
	♀	36.00	6.08	32–43	3	33.43	2.64	30–37	7
	♂ + ♀	37.63	3.32	32–43	19	33.74	2.03	29–37	27
06. Beckenschuppen	♂	19.19	1.60	15–21	16	16.38	0.86	15–18	21
	♀	18.67	2.08	17–21	3	16.00	1.41	15–18	7
	♂ + ♀	19.11	1.63	15–21	19	16.29	1.01	15–18	28
07. Schwanzschuppen	♂	10.47	0.83	9–11	15	11.14	0.86	10–13	14
	♀	10.33	0.58	10–11	3	10.50	0.58	10–11	4
	♂ + ♀	10.44	0.78	9–11	18	11.00	0.84	10–13	18
08. Zehenlamellen	♂	20.94	2.14	17–24	16	18.86	1.25	17–21	22
	♀	18.33	0.58	18–19	3	18.43	0.79	17–19	7
	♂ + ♀	20.53	2.20	17–24	19	18.76	1.15	17–21	29
09. Supralabialia	♂	8.94	0.68	8–10	16	8.82	1.01	7–10	22
	♀	8.67	0.58	8–9	3	8.43	0.79	7–9	7
	♂ + ♀	8.89	0.66	8–10	19	8.72	0.96	7–10	29
10. Infralabialia	♂	9.50	0.73	8–11	16	9.41	0.80	8–11	22
	♀	9.67	0.58	9–10	3	9.00	1.16	8–11	7
	♂ + ♀	9.53	0.70	8–11	19	9.31	0.89	8–11	29
11. Occipitalschuppen	♂	11.13	0.96	10–13	16	9.43	1.03	8–11	21
	♀	11.00	0.00	11–11	3	9.14	1.57	7–11	7
	♂ + ♀	11.11	0.87	10–13	19	9.36	1.16	7–11	28
12. Internasalschuppen	♂	6.94	0.25	6–7	16	5.50	0.86	4–7	22
	♀	7.33	0.58	7–8	3	5.86	0.90	5–7	7
	♂ + ♀	7.00	0.33	6–8	19	5.59	0.87	4–7	29
13. Schläfenschuppen	♂	9.81	0.83	8–11	16	6.86	1.13	5–9	22
	♀	8.67	1.53	7–10	3	6.29	0.76	5–7	7
	♂ + ♀	9.63	1.01	7–11	19	6.72	1.07	5–9	29

Appendix II: Statistische Vergleiche meristischer Merkmale von *Agama benueensis*, *Agama doriae* und der drei geographischen Regionen innerhalb jeder Art. Signifikanzen nur für die Artvergleiche sind auf der äußersten rechten Kolumne mit Sternchen angegeben: ✱: p = gleich oder kleiner als 0,05, ✱✱: p = gleich oder kleiner als 0,03, ✱✱✱: p = gleich oder kleiner als 0,01. Das Fehlen eines Sternchens zeigt einen nicht-signifikanten Unterschied an. Signifikante Unterschiede für geographische Regionalvergleiche werden im Text gegeben. Alle Mittelwerte basieren auf Rohdaten. Der Schlüssel für die Abkürzungen ist der Legende von Appendix I zu entnehmen.

Merkmal	sex	Nigeria				Kamerun			
		$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01. Körperschuppen	♂	83.38	[illegible]	67−92	16	72.73	4.26	66−82	22
	♀	73.67	4.62	71−79	3	73.29	2.43	71−77	7
	♂ + ♀	81.84	8.12	67−92	19	72.86	3.86	66−82	29
02. Rückenschuppen	♂	12.50	1.97	9−15	16	11.05	1.05	9−13	22
	♀	11.33	1.16	10−12	3	11.29	1.60	10−14	7
	♂ + ♀	12.32	1.89	9−15	19	11.10	1.18	9−14	29
03. Seitenschuppen	♂	16.25	1.65	13−19	16	13.32	1.32	11−16	22
	♀	15.67	2.08	14−18	3	14.00	2.52	11−18	7
	♂ + ♀	16.16	1.67	13−19	19	13.48	1.66	11−18	29
04. Bauchschuppen	♂	18.38	1.89	15−23	16	17.04	1.46	15−20	22
	♀	17.67	0.58	17−18	3	16.86	2.27	14−21	7
	♂ + ♀	18.26	1.76	15−23	19	17.00	1.65	14−21	29
05. Kehlschuppen	♂	37.94	2.77	34−43	16	33.85	1.84	29−36	20
	♀	36.00	6.08	32−43	3	33.43	2.64	30−37	7
	♂ + ♀	37.63	3.32	32−43	19	33.74	2.03	29−37	27
06 Beckenschuppen	♂	19.19	1.60	15−21	16	16.38	0.86	15−18	21
	♀	18.67	2.08	17−21	3	16.00	1.41	15−18	7
	♂ + ♀	19.11	1.63	15−21	19	16.29	1.01	15−18	28
07. Schwanzschuppen	♂	10.47	0.83	9−11	15	11.14	0.86	10−13	14
	♀	10.33	0.58	10−11	3	10.50	0.58	10−11	4
	♂ + ♀	10.44	0.78	9−11	18	11.00	0.84	10−13	18
08 Zehenlamellen	♂	20.94	2.14	17−24	16	18.86	1.25	17−21	22
	♀	18.33	0.58	18−19	3	18.43	0.79	17−19	7
	♂ + ♀	20.53	2.20	17−24	19	18.76	1.15	17−21	29
09 Supralabialia	♂	8.94	0.68	8−10	16	8.82	1.01	7−10	22
	♀	8.67	0.58	8−9	3	8.43	0.79	7−9	7
	+ ♀	8.89	0.66	8−10	19	8.72	0.96	7−10	29
10. Infralabialia	♂	9.50	0.73	8−11	16	9.41	0.80	8−11	22
	♀	9.67	0.58	9−10	3	9.00	1.16	8−11	7
	♂ + ♀	9.53	0.70	8−11	19	9.31	0.89	8−11	29
11. Occipitalschuppen	♂	11.13	0.96	10−13	16	9.43	1.03	8−11	21
	♀	11.00	0.00	11−11	3	9.14	1.57	7−11	7
	♂ + ♀	11.11	0.87	10−13	19	9.36	1.16	7−11	28
12. Internasalschuppen	♂	6.94	0.25	6−7	16	5.50	0.86	4−7	22
	♀	7.33	0.58	7−8	3	5.86	0.90	5−7	7
	♂ + ♀	7.00	0.33	6−8	19	5.59	0.87	4−7	29
13 Schläfenschuppen	♂	9.81	0.83	8−11	16	6.86	1.13	5−9	22
	♀	8.67	1.53	7−10	3	6.29	0.76	5−7	7
	♂ + ♀	9.63	1.01	7−11	19	6.72	1.07	5−9	29

Merkmal	sex	ZAR				*Agama benueensis*			
		$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01.	♂	76.20	3.56	70−79	5	77.09	7.55	66−92	43
	♀	77.67	2.08	76−80	3	74.38	3.28	71−80	13
	♂ + ♀	76.75	3.01	70−80	8	76.46	6.87	66−92	56
02.	♂	12.20	0.84	11−13	5	11.72	1.58	9−15	43
	♀	12.25	1.26	11−14	4	11.57	1.40	10−14	14
	♂ + ♀	12.22	0.97	11−14	9	11.68	1.53	9−15	57
03.	♂	14.80	2.17	12−18	5	14.58	2.05	11−19	43
	♀	14.50	1.92	13−17	4	14.50	2.21	11−18	14
	♂ + ♀	14.67	1.94	12−18	9	14.56	2.07	11−19	57
04.	♂	16.40	1.82	14−18	5	17.46	1.79	14−23	43
	♀	17.25	0.96	16−18	4	17.14	1.66	14−21	14
	♂ + ♀	16.78	1.48	14−18	9	17.39	1.75	14−23	57
05.	♂	35.80	2.28	33−38	5	35.68	2.95	29−43	41
	♀	36.50	1.29	35−38	4	34.86	3.39	30−43	14
	♂ + ♀	36.11	1.83	33−38	9	35.47	3.06	29−43	55
06.	♂	17.40	0.89	16−18	5	17.57	1.77	15−21	42
	♀	18.25	1.71	16−20	4	17.21	1.97	15−21	14
	♂ + ♀	17.78	1.30	16−20	9	17.48	1.81	15−21	56
07.	♂	—	—	—	—	10.79	0.90	9−13	29
	♀	9.00	0.00	9− 9	1	10.25	0.71	9−11	8
	♂ + ♀	9.00	0.00	9−9	1	10.68	0.88	9−13	37
08.	♂	19.80	0.84	19−21	5	19.74	1.85	17−24	43
	♀	19.50	0.58	19−20	4	18.71	0.83	17−20	14
	♂ + ♀	19.67	0.71	19−21	9	19.49	1.71	17−24	57
09.	♂	8.40	0.55	8−9	5	8.81	0.85	7−10	43
	♀	7.75	0.50	7−8	4	8.28	0.73	7−9	14
	♂ + ♀	8.11	0.60	7−9	9	8.68	0.85	7−10	57
10.	♂	9.00	1.00	8−10	5	9.40	0.79	8−11	43
	♀	9.00	0.82	8−10	4	9.14	0.95	8−11	14
	+ ♀	9.00	0.87	8−10	9	9.33	0.83	8−11	57
11.	♂	8.60	1.52	7−11	5	9.98	1.40	7−13	42
	♀	8.75	1.26	7−10	4	9.43	1.50	7−11	14
	♂ + ♀	8.67	1.32	7−11	9	9.84	1.44	7−13	56
12.	♂	6.60	0.55	6−7	5	6.16	0.95	4−7	43
	♀	6.50	0.58	6−7	4	6.36	0.93	5−8	14
	♂ + ♀	6.56	0.53	6−7	9	6.21	0.94	4−8	57
13.	♂	5.60	0.55	5−6	5	7.81	1.87	5−11	43
	♀	5.25	0.50	5−6	4	6.50	1.51	5−10	14
	♂ + ♀	5.44	0.53	5−6	9	7.49	1.86	5−11	57

Merkmal	sex	Westsudan: Kordofan				Zentralsudan und Sennar			
		$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n
01.	♂	76.14	4.81	68−82	7	78.21	5.22	66−89	28
	♀	83.00	0	83	1	83.17	6.68	75−90	6
	♂ + ♀	77.00	5.07	68−83	8	79.09	5.72	66−90	34
02	♂	11.57	0.98	10−13	7	11.79	1.29	10−15	29
	♀	12.0	0	12	1	12.43	1.27	10−14	7
	♂ + ♀	11.62	0.92	10−13	8	11.92	1.30	10−15	36
03.	♂	15.00	2.00	13−18	7	15.76	1.90	13−20	29
	♀	14.00	0	14	1	15.86	2.34	14−20	7
	♂ + ♀	14.87	1.88	13−18	8	15.78	1.96	13−20	36
04.	♂	16.57	1.99	14−19	7	17.07	2.03	12−22	29
	♀	16.00	0	16	1	17.14	0.90	16−19	7
	♂ + ♀	16.50	1.85	14−19	8	17.08	1.86	12−22	36
05.	♂	35.14	3.24	30−39	7	37.83	2.44	32−43	29
	♀	41.00	0	41	1	36.33	2.80	33−40	6
	♂ + ♀	35.87	3.64	30−41	8	37.57	2.52	32−43	35
06.	♂	17.14	2.34	14−21	7	17.62	1.61	15−21	29
	♀	17.00	0.00	17−17	1	18.14	2.85	15−22	7
	♂ + ♀	17.13	2.17	14−21	8	17.72	1.88	15−22	36
07.	♂	11.20	1.09	10−12	5	11.19	0.94	9−13	26
	♀	10.00	0.00	10−10	1	10.43	0.79	9−11	7
	♂ + ♀	11.00	1.09	10−12	6	11.03	0.95	9−13	33
08.	♂	19.71	1.38	17−21	7	20.97	1.29	18−23	29
	♀	18.00	0.00	18−18	1	20.86	1.57	19−23	7
	♂ + ♀	19.50	1.41	17−21	8	20.94	1.33	18−23	36
09.	♂	9.71	0.76	9−11	7	9.83	1.04	8−12	29
	♀	10.00	0.00	10−10	1	9.00	1.29	7−11	7
	♂ + ♀	9.75	0.71	9−11	8	9.67	1.12	7−12	36
10.	♂	10.00	0.58	9−11	7	9.83	1.07	8−12	29
	♀	10.00	0.00	10−10	1	9.57	1.13	8−11	7
	♂ + ♀	10.00	0.54	9−11	8	9.78	1.07	8−12	36
11.	♂	9.86	0.38	9−10	7	10.31	1.28	8−15	29
	♀	11.00	0.00	11−11	1	10.50	0.55	10−11	6
	♂ + ♀	10.00	0.54	9−11	8	10.34	1.19	8−15	35
12.	♂	5.57	0.79	5−7	7	6.76	0.69	5−8	29
	♀	5.00	0.00	5−5	1	6.57	0.54	6−7	7
	♂ + ♀	5.50	0.76	5−7	8	6.72	0.66	5−8	36
13.	♂	6.86	0.38	6−7	7	7.35	0.77	6−9	29
	♀	6.00	0.00	6−6	1	6.43	0.79	6−8	7
	♂ + ♀	6.75	0.46	6−7	8	7.17	0.84	6−9	36

Merkmal	sex	Äthiopien				*Agama doriae*				
		$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	
01.	♂	77.13	5.20	68−88	31	77.48	5.14	[illegible]	[illegible]	
		80.58	5.44	72−89	33	81.02	5.56	[illegible]	[illegible]	✱✱✱
	♂ + ♀	78.91	5.56	68−89	64	78.82	5.55	[illegible]	[illegible]	✱✱
02	♂	10.64	1.20	8−13	31	11.24	1.33	[illegible]	[illegible]	
	♀	10.32	1.06	8−12	34	10.71	1.35	[illegible]	[illegible]	✱
	♂ + ♀	10.48	1.13	8−13	65	11.04	1.35	[illegible]	[illegible]	✱✱✱
03	♂	15.13	1.89	12−20	31	15.39	1.91	[illegible]	[illegible]	✱
	♀	14.38	2.12	11−18	34	14.62	2.18	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	14.74	2.03	11−20	65	15.09	2.04	[illegible]	[illegible]	
04.	♂	17.10	1.56	14−20	31	17.03	1.80	[illegible]	[illegible]	
	♀	16.06	1.71	13−20	34	16.24	1.62	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	16.55	1.71	13−20	65	16.73	1.77	[illegible]	[illegible]	✱✱
05	♂	36.68	3.11	31−42	31	37.01	2.93	[illegible]	[illegible]	✱✱
	♀	35.85	2.33	32−42	33	36.05	2.48	[illegible]	[illegible]	
	♂ + ♀	36.25	2.75	31−42	64	36.65	2.79	30−43	[illegible]	[illegible]
06	♂	17.39	1.43	14−20	31	17.46	1.60	14−21	[illegible]	
		17.65	1.57	15−21	34	17.71	1.80	15−22	[illegible]	
	♂ + ♀	17.52	1.50	14−21	65	17.56	1.67	14−22	[illegible]	
07	♂	11.23	0.90	9−13	30	11.21	0.92	9−13	[illegible]	
	♀	10.52	0.70	9−12	27	10.49	0.70	9−12	[illegible]	
	♂ + ♀	10.89	0.88	9−13	57	10.95	0.91	9−13		
08	♂	19.71	1.68	16−22	31	20.25	1.60	16−23		
	♀	19.23	1.30	16−22	34	19.48	1.47	16−23		
	♂ + ♀	19.46	1.50	16−22	65	19.95	1.59	16−23	[illegible]	
09.	♂	9.29	0.69	8−10	31	9.57	0.89	8−12		
	♀	9.09	0.79	8−11	34	9.09	0.88	7−11		
	+ ♀	9.19	0.75	8−11	65	9.39	0.91	7−12		
10	♂	9.42	0.81	8−11	31	9.66	0.91	8−12		
	♀	9.59	0.93	8−11	34	9.60	0.94	8−11		
	♂ + ♀	9.51	0.87	8−11	65	9.63	0.93	8−12		
11	♂	9.58	0.81	8−11	31	9.93	1.06	8−15		
	♀	9.21	0.73	8−11	34	9.44	0.87	8−11		
	♂ + ♀	9.39	0.78	8−11	65	9.74	1.02	8−15	[illegible]	
12	♂	6.36	0.76	5−7	31	6.45	0.80	5−8		
	♀	6.21	0.95	5−8	34	6.24	0.91	5−8		
	♂ + ♀	6.28	0.86	5−8	65	6.37	0.85	5−8		
13	♂	7.58	1.02	6−10	31	7.40	0.90	6−10		
	♀	7.44	0.96	6−10	34	7.24	1.01	6−10		
	♂ + ♀	7.51	0.99	6−10	65	7.34	0.94	6−10		

phische Regionalvergleiche werden im Text gegeben. Alle Mittelwerte basieren auf Rohdaten. Der Schlüssel für die Abkürzungen ist der Legende von Appendix I zu entnehmen.

Merkmal	sex	Äthiopien				*Agama doriae*				
		$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	$\bar{x}$	s	Grenzwerte	n	
01.	♂	77.13	5.20	68−88	31	77.48	5.14	66−89	66	
	♀	80.58	5.44	72−89	33	81.02	5.56	72−90	40	***
	♂ + ♀	78.91	5.56	68−89	64	78.82	5.55	66−90	106	**
02.	♂	10.64	1.20	8−13	31	11.24	1.33	8−15	67	
	♀	10.32	1.06	8−12	34	10.71	1.35	8−14	42	*
	♂ + ♀	10.48	1.13	8−13	65	11.04	1.35	8−15	109	***
03.	♂	15.13	1.89	12−20	31	15.39	1.91	12−20	67	*
	♀	14.38	2.12	11−18	34	14.62	2.18	11−20	42	
	♂ + ♀	14.74	2.03	11−20	65	15.09	2.04	11−20	109	
04.	♂	17.10	1.56	14−20	31	17.03	1.80	12−22	67	
	♀	16.06	1.71	13−20	34	16.24	1.62	13−20	42	
	♂ + ♀	16.55	1.71	13−20	65	16.73	1.77	12−22	109	**
05.	♂	36.68	3.11	31−42	31	37.01	2.93	30−43	67	**
	♀	35.85	2.33	32−42	33	36.05	2.48	32−42	40	
	♂ + ♀	36.25	2.75	31−42	64	36.65	2.79	30−43	107	**
06.	♂	17.39	1.43	14−20	31	17.46	1.60	14−21	67	
	♀	17.65	1.57	15−21	34	17.71	1.80	15−22	42	
	♂ + ♀	17.52	1.50	14−21	65	17.56	1.67	14−22	109	
07.	♂	11.23	0.90	9−13	30	11.21	0.92	9−13	61	*
	♀	10.52	0.70	9−12	27	10.49	0.70	9−12	35	
	♂ + ♀	10.89	0.88	9−13	57	10.95	0.91	9−13	96	
08.	♂	19.71	1.68	16−22	31	20.25	1.60	16−23	67	
	♀	19.23	1.30	16−22	34	19.48	1.47	16−23	42	
	♂ + ♀	19.46	1.50	16−22	65	19.95	1.59	16−23	109	
09.	♂	9.29	0.69	8−10	31	9.57	0.89	8−12	67	***
	♀	9.09	0.79	8−11	34	9.09	0.88	7−11	42	***
	♂ + ♀	9.19	0.75	8−11	65	9.39	0.91	7−12	109	***
10.	♂	9.42	0.81	8−11	31	9.66	0.93	8−12	67	
	♀	9.59	0.93	8−11	34	9.60	0.94	8−11	42	
	♂ + ♀	9.51	0.87	8−11	65	9.63	0.93	8−12	109	*
11.	♂	9.58	0.81	8−11	31	9.93	1.06	8−15	67	
	♀	9.21	0.73	8−11	34	9.44	0.87	8−11	41	
	♂ + ♀	9.39	0.78	8−11	65	9.74	1.02	8−15	108	
12.	♂	6.36	0.76	5−7	31	6.45	0.80	5−8	67	
	♀	6.21	0.95	5−8	34	6.24	0.91	5−8	42	
	♂ + ♀	6.28	0.86	5−8	65	6.37	0.85	5−8	109	
13.	♂	7.58	1.02	6−10	31	7.40	0.90	6−10	67	
	♀	7.44	0.96	6−10	34	7.24	1.01	6−10	42	*
	♂ + ♀	7.51	0.99	6−10	65	7.34	0.94	6−10	109	

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae)[1]

von

ULRICH JOGER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Inhalt

- Einleitung
- Material und Methoden
- Diagnosen der Untergattungen
  - Untergattung *Tarentola*
  - Untergattung *Makariogecko* (n. subgen.)
  - Untergattung *Sahelogecko* (n. subgen.)
  - Untergattung *Saharogecko* (n. subgen.)
  - Untergattung *Neotarentola* (n. subgen.)
- Die Arten und Unterarten
  - Untergattung *Tarentola*
    - *Tarentola mauritanica* (Linnaeus, 1758)
      - *T. m. mauritanica* (Linnaeus, 1758)
      - *T. m. fascicularis* (Daudin, 1802)
      - *T. m. juliae* n. subsp.
    - *Tarentola deserti* Boulenger, 1891
    - *Tarentola boehmei* n. sp.
    - *Tarentola angustimentalis* Steindachner, 1891
  - Untergattung *Sahelogecko*
    - *Tarentola ephippiata* O'Shaugnessy, 1875
      - *T. e. ephippiata* O'Shaugnessy, 1875
      - *T. e. hoggarensis* Werner, 1937
      - *T. e. senegambiae* n. subsp.
      - *T. e. nikolausi* n. subsp.
    - *Tarentola parvicarinata* Joger, 1980
    - *Tarentola annularis* (Geoffroy, 1809)
      - *T. a. annularis* (Geoffroy, 1809)
      - *T. a. relicta* n. subsp.

---

[1] Teil einer Dissertation am Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg.

- Untergattung *Saharogecko*
  - *Tarentola neglecta* Strauch, 1895
    - *T. n. neglecta* Strauch, 1895
    - *T. n. geyri* n. subsp.
- Untergattung *Neotarentola*
  - *Tarentola americana* Gray, 1831
    - *T. a. americana* Gray, 1831
    - *T. a. warreni* Schwartz, 1968

Danksagung
Zusammenfassung
Summary
Literatur

Einleitung

Nachdem bereits über die Systematik der makaronesischen *Tarentola* publiziert wurde (Joger 1984a, Joger & Bischoff 1983), soll nun eine Revision der übrigen Angehörigen dieser Gattung vorgelegt werden. In der vorliegenden Arbeit soll lediglich die alpha-Taxonomie (Abgrenzung der Untergattungen, Arten und Unterarten) behandelt werden; die phylogenetischen Beziehungen, eine Stammbaumrekonstruktion und ein Bestimmungsschlüssel werden gesondert publiziert (Joger 1984b).

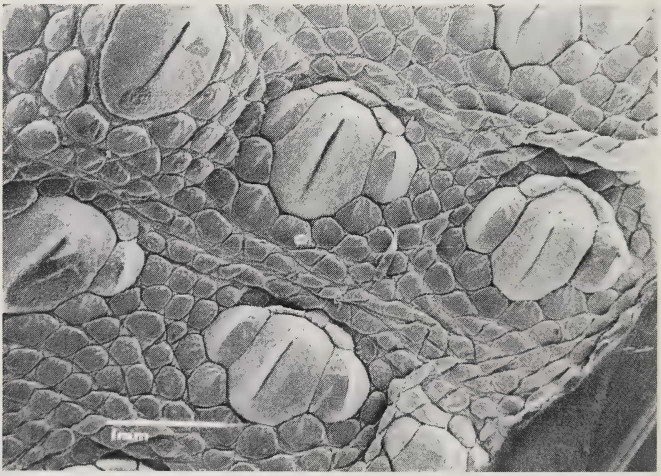


Abb. 1: Dorsalbeschuppung von *Tarentola m. mauritanica*, Banyuls (Frankreich). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Häutungsexuvie (B. Büdel).

Die vorgestellte Gliederung der Gattung *Tarentola* erfolgte primär konventionell-morphologisch, wurde aber durch gleichzeitig durchgeführte serologische Untersuchungen (Serumelektrophorese, Immunpräzipitintest des Albumins) abgesichert.

Material und Methoden

Die in dieser Arbeit verwendeten morphologischen Daten wurden an mehr als 1000 *Tarentola* aus 19 europäischen, afrikanischen und nordamerikanischen Sammlungen gewonnen[2]). Etwa 150 davon sowie lebende Geckos für serologische Untersuchungen wurden auf eigenen Forschungsreisen in Nord-, West- und Zentralafrika gesammelt. Die bei jedem Tier untersuchten 30 Merkmale werden im Detail bei Joger (1984 a, b) beschrieben und ihre Aussagefähigkeit diskutiert. Die begleitenden serologischen Methoden und ihre Ergebnisse können Joger (1984 b) entnommen werden.

Diagnosen der Untergattungen

Die Abgrenzung von fünf Untergattungen ist morphologisch und serologisch begründet:

Untergattung *Tarentola*

Da *T. mauritanica* die Typusart der Gattung *Tarentola* ist, muß ihre engere Verwandtschaft als Nominat-Untergattung definiert werden.

Die Untergattung *Tarentola* ist gegenüber allen anderen Untergattungen gekennzeichnet durch je einen rosettenartigen, aus 5—8 Schuppen intermediärer Größe bestehenden Dreiviertelkreis, der die dorsolateralen Tuberkel proximal und lateral umgibt (Abb. 1). Dieser hufeisenförmige Schuppenkranz besteht aus zwei großen lateralen Schuppen, die gewöhnlich etwa den halben Durchmesser eines Tuberkels haben, drei bis vier etwa halb so großen Schuppen als proximaler Umrandung des Tuberkels und auf jeder Seite einer (nicht immer vorhandenen) noch etwas kleineren Schuppe als distalem Abschluß des „Hufeisens". Dahinter folgt gewöhnlich eine in Längsrichtung gestaucht erscheinende Schuppenregion mit kleinen, quer zur Körperachse gestreckten Schuppen. In der Rückenmitte sind die normalen Tuberkel durch kleinere, in ein bis zwei Längsreihen stehende Tuberkel ohne „Rosette" ersetzt, welche dichter aufeinander folgen als die größeren Tuberkel. Alle Tuberkel haben einen deutlichen Mittelkiel; bei vielen Formen sind auch weitere Kiele präsent.

Andere Diagnosemerkmale sind: Rückenschuppen wesentlich kleiner als Bauchschuppen, scharf gegen letztere abgesetzt, Bauch flach, seitlich mit scharfem Knick und einer Lateralfalte begrenzt; 4. Zehen bis zur Zehenbasis (± eine Schuppe) mit Lamellen bzw. verbreiterten Schuppen besetzt; 11—17 Interorbitalschuppen; Ohröffnung schlitz- oder halbmondförmig. Kompletter Schwanz im Durchschnitt länger als Kopf + Rumpf.

---

[2]) Die in dieser Arbeit verwendeten Kürzel für Sammlungen entsprechen den Empfehlungen des „Herpetological Research Committee" (Herp. Rev. 9: 5—9 und 11: 93—102).

Verbreitung: Südeuropa, Nordafrika einschließlich der Nordsahara, Ostinseln des Kanarischen Archipels.

Untergattung *Makariogecko* (n. subgen.)

Für diese und die übrigen Untergattungen stehen keine älteren verfügbaren Namen zur Verfügung. Der Name *Makariogecko* ist abgeleitet von „makarios" (griech. glücklich) nach der Bezeichnung „Makaronesien" für die Archipele des Nordostatlantiks. Eine sichere Synapomorphie von *Makariogecko* sind die Supraciliarschuppen, welche größer sind als die übrigen Interorbitalschuppen und von diesen als besondere Reihe abgesetzt sind.

Weitere diagnostische Merkmale sind: Rückentuberkel einfach gekielt oder glatt, ohne Rosette, von gleichmäßiger Größe; 13—24 Interorbitalschuppen; Ohröffnung hoch-oval; Ventralschuppen mit Dorsalschuppen durch Übergänge verbunden; keine ausgeprägte Lateralfalte; Bauch im Querschnitt leicht gerundet. 11—18 Lamellen und verbreiterte Schuppen unter der 4. Zehe, gewöhnlich nicht die Zehenbasis erreichend (Ausnahme: Geckos von Madeira und den Selvagens-Inseln). Weiterhin stehen bei *Makariogecko* die „Augenlider" weiter hervor, sind also in ihrer ganzen Länge von dorsal sichtbar, was bei den anderen Untergattungen gewöhnlich nicht der Fall ist. Der komplette Schwanz ist etwa gleichlang oder etwas kürzer als Kopf + Rumpf.

Verbreitung: Madeira, Selvagens, westliche und zentrale Kanarische Inseln, Kapverdische Inseln.

Untergattung *Sahelogecko* (n. subgen.)

Der Name *Sahelogecko* wurde aufgrund der Verbreitung in den semiariden bis semihumiden Landstrichen südlich der Sahara gewählt. Die Untergattung *Sahelogecko* ist gegenüber den anderen Untergattungen nur unzureichend und vor allem durch Plesiomorphien abgegrenzt und kann deshalb von der Morphologie her nicht eindeutig als monophyletisch gelten. Sie bildet jedoch eine phänetisch einheitliche Gruppe, was sich bei früheren, typologisch vorgehenden Autoren (z. B. Loveridge 1947) in ihrer Zusammenfassung in eine einzige Art, *T. annularis*, widerspiegelt. Die serologischen Ergebnisse bestätigen die Monophylie auch dieser Untergattung.

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel mehrfach, einfach oder nicht gekielt, ohne Rosette, von gleichmäßiger Größe und wenig prominent; Interorbitalschuppen 10—20; Ohröffnung schlitz- oder halbmondförmig; 17—27 Lamellen und verbreiterte Schuppen unter der 4. Zehe, oder, falls weniger (*T. ephip-*

piata), verbreiterte Schuppen bis zur Zehenbasis oder sogar darüber hinaus auf die Fußfläche reichend.

Verbreitung: Afrika südlich der Sahara und nördlich des tropischen Waldgürtels, ostwärts bis Somalia; reliktartig in Gunsträumen der Sahara (Atlantikküstenbereich, Niltal, zentralsaharische Gebirge).

Untergattung *Saharogecko* (n. subgen.)

Diese Untergattung ist monotypisch und umfaßt nur die in der Nordsahara verbreitete Art *T. neglecta*. Autapomorph sind die geringe Zahl von 11—12 Interorbitalschuppen (bei den anderen Untergattungen fast immer mehr), die schmalen, distal kaum verbreiterten Zehen und der sehr lange Schwanz, der bis zu 20 % länger ist als Kopf + Rumpf.

Weitere diagnostische Merkmale: Vielfach gekielte, sehr dicht stehende große Tuberkel ohne Rosette; Rostrale ohne Kontakt zum Nasenloch; maximal 18 Schuppen und Lamellen unter der 5. Zehe, Schuppen unter der 4. Zehe bis zur Zehenbasis verbreitert; Körperschuppen groß, fast stets weniger als 100 Schuppen um die Körpermitte; Dorsalschuppen nur wenig kleiner als Ventralschuppen, keine Lateralfalte; Ohröffnung hochoval; maximale Kopf-Rumpf-Länge 60 mm. Der Kopf ist schmaler, die Schnauze dagegen im Durchschnitt kürzer als bei den anderen Untergattungen.

Untergattung *Neotarentola* (n. subgen.)

Der einzige neuweltliche Vertreter der Gattung, *T. americana*, soll nach der „Neuen Welt" *Neotarentola* genannt werden. Autapomorph sind die Vermehrung der Schwanztuberkelzahl (10 oder mehr Tuberkel auf jedem Schwanzwirtel — höchstens 8 bei den anderen Untergattungen) und die „Dentikulation" der Ohröffnung, welche von einem Kranz nach innen weisender, zähnchenartiger Schuppen umgeben ist (bei anderen Arten ist eine Dentikulation höchstens am Vorderrand der Ohröffnung vorhanden).

Andere charakteristische Merkmale sind: Rückentuberkel groß, sehr dicht stehend, mit schwachem Mittelfirst, ohne Rosette; Dorsalschuppen scharf von den Ventralschuppen abgesetzt, aber Schuppengrenzen zwischen den einzelnen Dorsalschuppen nicht erkennbar; 1—3 große Zwischenschuppen zwischen Rostrale und Gularschuppen (sonst nur bei *T. ephippiata* und einigen *T. neglecta*); 20—28 Schuppen und Lamellen unter der 5. Zehe; 10—17 Interorbitalschuppen; Ohröffnung oval bis rund; Gliedmaßen im Vergleich mit anderen Untergattungen sehr kurz (Tab. 1).

Verbreitung: Kuba, Bahama-Inseln.

Tabelle 1: Morphometrische Indices der untersuchten Geckos; ohne juvenile Exemplare. Mittelwert ± Standardabweichung (Extremwerte in Klammern). n (in

	n	Kopf-Rumpf- / Schwanzlänge	Kopf-Rumpf- / Vorderbeinl.	Kopf-Rumpf- / Hinterbeinl.
m. mauritanica	38 (14)	0.96±0.08 (0.81–1.04)	2.67±0.11 (2.50–2.94)	2.05±0.08 (1.88–2.20)
m. fascicularis	44 (24)	0.94±0.04 (0.85–1.02)	2.77±0.15 (2.51–3.34)	2.11±0.11 (1.89–2.37)
m. juliae	27 (10)	0.93±0.06 (0.82–1.02)	2.61±0.16 (2.40–3.00)	1.98±0.09 (1.82–2.12)
boehmei	9 (2)	0.91±0.01 (0.90–0.92)	2.71±0.13 (2.55–2.96)	1.98±0.11 (1.85–2.20)
deserti	17 (2)	0.98±0.06 (0.94–1.02)	2.65±0.16 (2.38–2.97)	2.05±0.09 (1.94–2.22)
angustimentalis	44 (15)	0.92±0.03 (0.86–0.98)	2.46±0.13 (2.26–2.75)	1.90±0.07 (1.76–2.06)
a. annularis	184 (78)	1.10±0.08 (0.96–1.28)	3.02±0.28 (2.44–4.11)	2.19±0.17 (1.78–2.69)
a. relicta	7 (2)	0.94±0.04 (0.91–0.97)	2.75±0.15 (2.48–2.88)	2.17±0.13 (2.00–2.42)
parvicarinata	110 (17)	0.93±0.06 (0.80–1.04)	2.82±0.22 (2.35–3.56)	2.07±0.12 (1.76–2.47)
e. ephippiata	61 (14)	1.05±0.09 (0.84–1.18)	2.94±0.17 (2.62–3.44)	2.35±0.15 (2.03–2.65)
e. senegambiae Süd	42 (13)	1.05±0.05 (0.97–1.15)	2.97±0.18 (2.58–3.40)	2.32±0.15 (2.05–2.66)
e. senegambiae Nord	12 (3)	1.04±0.04 (1.00–1.07)	3.01±0.18 (2.79–3.27)	2.32±0.12 (2.07–2.52)
e. hoggarensis	53 (9)	1.00±0.07 (0.87–1.08)	2.77±0.18 (2.16–3.09)	2.22±0.14 (1.97–2.59)
a. americana	21 (14)	1.03±0.05 (0.96–1.16)	2.96±0.16 (2.63–3.29)	2.34±0.08 (2.15–2.44)
n. neglecta	18 (11)	0.85±0.05 (0.76–0.98)	2.68±0.17 (2.40–3.07)	2.13±0.10 (1.92–2.31)
n. geyri	4 (2)	0.85 (0.82–0.87)	2.56±0.07 (2.50–2.64)	2.06±0.06 (2.00–2.15)

Klammern) = n mit kompletten Schwänzen (zutreffend für Index Kopf-Rumpf-Länge/Schwanzlänge).

Kopf-Rumpf- / Kopflänge	Kopflänge / Kopfbreite	Kopflänge / Schnauzenl.	Kopfbreite / Kopfhöhe	Hinterbeinl. / Länge 4. Zehe	4. Zehe Länge / Breite
3.17±0.12 (2.96−3.43)	1.43±0.07 (1.30−1.53)	2.62±0.13 (2.40−2.87)	1.77±0.17 (1.45−2.23)	5.36±0.44 (4.42−6.34)	2.71±0.38 (2.05−3.67)
3.22±0.09 (3.03−3.45)	1.34±0.07 (1.20−1.51)	2.64±0.11 (2.38−2.87)	1.66±0.13 (1.35−1.92)	5.32±0.58 (3.98−7.04)	2.72±0.36 (2.23−3.92)
3.27±0.16 (3.03−3.73)	1.42±0.09 (1.20−1.59)	2.55±0.11 (2.30−2.74)	1.64±0.10 (1.41−1.88)	5.41±0.53 (4.50−7.05)	2.80±0.35 (2.33−3.60)
3.32±0.21 (3.04−3.65)	1.40±0.07 (1.27−1.49)	2.53±0.12 (2.35−2.66)	1.76±0.09 (1.65−1.91)	5.62±0.62 (4.87−6.67)	2.75±0.27 (2.45−3.20)
3.39±0.18 (3.09−3.95)	1.31±0.11 (1.10−1.50)	2.55±0.20 (2.06−2.80)	1.77±0.17 (1.39−2.23)	5.04±0.66 (3.81−6.39)	2.94±0.35 (2.23−3.66)
3.23±0.22 (3.00−3.43)	1.44±0.07 (1.32−1.68)	2.60±0.10 (2.35−2.83)	1.67±0.13 (1.37−1.96)	5.84±0.49 (5.00−6.85)	2.96±0.37 (2.38−4.17)
3.25±0.19 (2.75−4.10)	1.31±0.09 (1.04−1.57)	2.57±0.15 (2.15−3.04)	1.76±0.18 (1.43−2.33)	4.91±0.59 (3.73−6.63)	2.98±0.49 (2.04−4.55)
3.38±0.10 (3.22−3.51)	1.39±0.12 (1.26−1.63)	2.55±0.08 (2.40−2.63)	1.80±0.07 (1.69−1.87)	5.50±0.28 (5.13−5.97)	2.66±0.21 (2.35−2.88)
3.39±0.14 (2.98−3.64)	1.33±0.12 (1.04−1.65)	2.48±0.13 (2.16−2.88)	1.72±0.13 (1.49−2.03)	5.15±0.64 (3.80−6.55)	3.04±0.53 (2.20−4.92)
3.31±0.23 (2.69−4.05)	1.33±0.12 (1.03−1.62)	2.65±0.19 (2.21−3.14)	1.61±0.11 (1.42−1.86)	4.36±0.42 (3.48−5.27)	2.85±0.39 (2.06−3.67)
3.91±0.17 (2.76−3.64)	1.39±0.10 (1.14−1.49)	2.77±0.19 (2.21−2.90)	1.52±0.08 (1.40−1.64)	4.62±0.45 (4.02−5.42)	2.66±0.36 (2.25−3.47)
3.37±0.20 (3.15−3.93)	1.35±0.11 (1.11−1.58)	2.68±0.19 (2.23−3.30)	1.55±0.14 (1.26−1.90)	4.52±0.55 (3.64−6.22)	2.83±0.38 (2.11−3.76)
3.32±0.19 (2.86−3.82)	1.40±0.11 (1.04−1.60)	2.70±0.18 (2.31−3.29)	1.67±0.15 (1.37−2.06)	4.83±0.51 (3.77−5.92)	2.76±0.38 (2.00−3.65)
3.36±0.29 (3.02−4.18)	1.49±0.09 (1.31−1.64)	2.51±0.09 (2.31−2.70)	1.74±0.16 (1.56−2.20)	4.56±0.59 (3.41−5.55)	2.98±0.55 (2.27−4.43)
3.27±0.13 (2.96−3.49)	1.52±0.07 (1.42−1.64)	2.72±0.13 (2.45−2.92)	1.72±0.21 (1.17−2.02)	5.72±0.49 (5.13−6.94)	3.42±0.61 (2.77−5.00)
3.23±0.06 (3.11−3.31)	1.52±0.03 (1.48−1.54)	2.66±0.08 (2.57−2.78)	1.51±0.07 (1.44−1.58)	5.39±0.71 (4.91−6.28)	3.61±0.49 (3.00−3.93)

Die Arten und Unterarten

In diesem Abschnitt sollen die Arten und Unterarten der Gattung *Tarentola* morphologisch diagnostiziert und abgegrenzt werden. Es wurde notwendig, eine Reihe neuer Taxa zu beschreiben.

Untergattung *Tarentola*

Mehr oder weniger ausführliche Studien über die Variabilität von *T. mauritanica* (s. latu) stammen von Doumergue (1899) und Pasteur & Girot (1960). Während sich der erstgenannte Autor auf nordafrikanische (im wesentlichen algerische) Mauergeckos beschränkt und eine Reihe von „Varietäten" aufstellt, versuchen Pasteur & Girot den ganzen *mauritanica*-Komplex zu überarbeiten. Bezugnehmend auf die Arbeiten ihrer Vorgänger Boulenger (1891), Doumergue (1899) und Loveridge (1947), machen sie sich daran, die vermeintliche „mythe de *Tarentola mauritanica deserti*" zu entlarven.

Bei einer Gegenüberstellung der Beschreibungen von *T. m. deserti* aus der algerischen Nordsahara entdecken sie scheinbar eklatante Widersprüche: Cha-

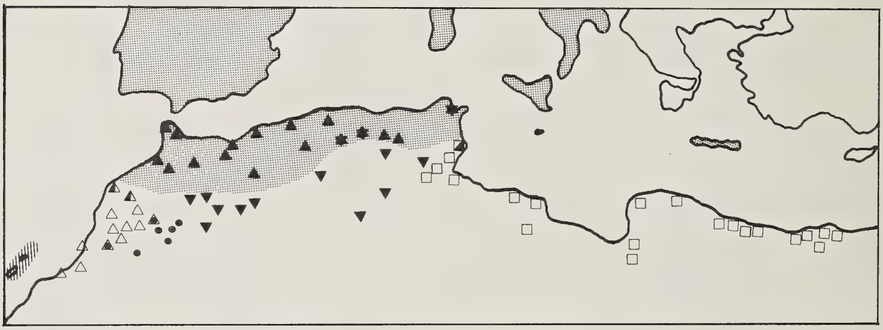


Abb. 2: Verbreitung der Arten und Unterarten der Untergattung *Tarentola*.

▲ *T. mauritanica mauritanica* (Gesamtareal = Punktraster; Einzelfundorte nur in Nordafrika eingezeichnet)

□ *T. m. fascicularis*

◪ intermediäre Population zwischen *T. m. mauritanica und T. m. fascicularis*

△ *T. m. juliae*

◭ intermediäre Population zwischen *T. m. mauritanica* und *T. m. juliae*

• *T. boehmei*

◬ *T. m. juliae* + *T. boehmei* (Sympatrie)

▼ *T. deserti*

✱ *T. m. mauritanica* + *T. deserti* (Sympatrie)

Schraffiert: *T. angustimentalis*

rakteristisch für *deserti* sind nach
- — Boulenger (1891): „finer granulations between the tubercles and on the throat"
- — Loveridge (1947): „scales along the vertebral line strikingly larger than the dorso-lateral"

(gemeint jeweils in Bezug auf *T. m. mauritanica*).

Pasteur & Girot folgern aus der Tatsache, daß einmal von kleinen, das andere Mal von großen Schuppen die Rede ist, daß die Schuppengröße in der Nordsahara regellos variiert. In Wahrheit beruht dieses Urteil auf einer Fehlinterpretation: Bei den „scales along the vertebral line", die Loveridge meint, dürfte es sich um die verkleinerten Tuberkel handeln, welche alle Angehörigen der Untergattung *Tarentola* in der Vertrebralregion besitzen. „Between the tubercles" sind aber tatsächlich die Schuppen der Tiere aus der algerischen Sahara verhältnismäßig viel kleiner als bei den nördlichen Mauergeckos.

Außerdem sei die Schuppengröße ein subjektives Kriterium, argumentieren Pasteur & Girot. Dies ist sie nicht, wenn man sich die Mühe macht, die Schuppen in einer Reihe um die Körpermitte zu zählen. Man erhält eindeutig höhere Werte für *deserti*, welche auch weit mehr Zehenlamellen als *mauritanica* hat (Tab. 3). Auch Pasteur und Girot fanden bei einer Zählung der Gularschuppen bei 5 von 6 *Tarentola* aus Südalgerien (Beni-Abbes) weit höhere Werte als bei den Tieren aus anderen Regionen. Da das sechste Tier aber geringere Gularschuppenwerte hatte, errechnen sie eine sehr hohe Variation der Gularschuppengröße und verwerfen das Merkmal als untauglich für die Systematik. Dies ist offensichtlich keine statistisch berechtigte Vorgehensweise. An dem abweichenden Tier hätte getestet werden müssen, ob es überhaupt zu der statistischen Grundgesamtheit, nämlich dem Genpool *„deserti"*, gehört, d. h. ob es mit den übrigen fünf Tieren in anderen Merkmalen übereinstimmt, oder ob es auch in anderen Charakteren den nördlichen statt den südalgerischen Populationen entspricht (dann wäre es möglicherweise aus dem Norden eingeschleppt). Auf jeden Fall hätten auch andere südalgerische Populationen untersucht werden müssen.

Nach meinen Ergebnissen (s. u.) handelt es sich bei *deserti* sogar um eine von *mauritanica* unterschiedliche Art, so daß die Existenz zweier voneinander abweichender Formen am selben Ort gar nicht verwunderlich wäre, sondern ein Beleg für ein unvermischtes, sympatrisches Vorkommen. Tatsächlich kann ich zwei echte Sympatrienachweise für *mauritanica* und *deserti* erbringen: Bou-Saada und Djelfa (vgl. Tab. 2: MNHP 1963/250 und 251 sowie CNHM 62159 sind aufgrund der Vergleichszahlen aus allopatrischen Populationen, Tab. 2 oben, als *T. deserti* erkennbar, die übrigen Exemplare als *T. mauritanica*). Da sowohl Bou-Saada als auch Djelfa zwischen den Verbreitungsräumen der Nord- und der Südform liegen, dürfte eine Überschneidung der natürlichen Areale und nicht eine anthropogene Verschleppung vorliegen (Abb. 2).

Eine weitere Form mit hohen Schuppenwerten, von *deserti* unterschieden durch viel schwächer ausgeprägte Rückentuberkel und geringere Körpergröße, sowie Kontakt zwischen Rostrale und Nasenloch, kommt in Südmarokko (südlicher Antiatlas und Dra-Tal) vor. Sie wurde bereits von Bons (1959) bemerkt und als *T. ephippiata* fehlbestimmt. Pasteur & Girot (1960) erkannten ihre Zugehörigkeit zu *T. mauritanica* und vertraten die Meinung, das Merkmal der Tuberkelkielung sei ohne Bedeutung, da bei anderen Populationen auch schwach gekielte Tuberkel vorkämen. Bei der südwestmarokkanischen Form ist es jedoch mit anderen Merkmalen gekoppelt. Es konnten zwei Sympatrienachweise mit *mauritanica* erbracht werden: Ouarzazate und Tafraoute (Tab. 2 unten). Die Randlage dieser Orte (Abb. 2) rechtfertigt auch hier die Annahme einer geringfügigen Arealüberschneidung, so daß die Form Artrang erhalten muß. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die Typusexemplare von Doumergues *„lissoide"* (s. u.), aus dem algerischen Atlas 800 km östlich des Dra-Tales, zu dieser Art gehören. Die neue Art soll *Tarentola boehmei* heißen.

Tabelle 2: Pholidose sympatrischer Exemplare von *T. deserti* und *T. boehmei* mit *T. mauritanica* (Zählung der Schuppen und Lamellen von der Zehenspitze bis zur Zehenbasis).

	Schuppen-reihen	Schuppen und Lamellen unter den			Gular-schuppen
		1. Zehen	4. Zehen	5. Zehen	
Allopatrische Populationen:					
T. mauritanica	98—155	10—14	18—19	16—21	28—46
T. deserti	131—180	13—17	17—21	21—24	45—59
T. boehmei	143—177	14—15	18—20	21—23	43—48
Sympatrische Populationen:					
deserti/mauritanica					
Bou-Saada: MNHP 1963/250	173	15/16	18/18	22/22	53
MNHP 1963/251	162	14/14	19/19	21/21	48
MNHP 1963/252	116	11/11	15/15	17/17	38
Djelfa: FMNH 62159	158	15/16	19/19	24/25	53
FMNH 62158	120	11/11	15/15	18/18	41
FMNH 62160	104	11/12	15/16	18/18	40
boehmei/mauritanica					
Ouarzazate: MNHP 1963/257	181	15/15	19/19	22/23	48
ZSM 72/1979	131	12/12	17/18	21/21	33
Tafraoute: ZFMK 26126	152	13/14	18/19	22/22	46
ZFMK 26127	172	14/14	18/19	22/22	42
ZFMK 26128	152	13/13	19/19	21/22	44
ZFMK 26131	146	13/14	18/19	21/22	47
ZFMK 26129	121	11/11	15/15	17/18	32
ZFMK 26130	129	11/11	16/17	19/19	39
ZFMK 16047	114	12/12	17/17	18/19	36

Aus Algerien wurden mehrere Mauergeckos beschrieben: Strauchs *Platydactylus facetanus* wird vom Autor selber (1895) als Synonym von *T. mauritanica* bezeichnet, von Doumergue (1899) als besondere Varietät von *mauritanica* betrachtet. Doumergue beschrieb außerdem aus der Umgebung von Oran die „Subvarietät" *gracilis*, aus dem Hochland der Schotts die „Subvarietät" *atlantica* und aus dem Sahara-Atlas die Varietäten *lissoide* und *saharae*. Sie werden nach der Gestalt und Anordnung der Rückentuberkel unterschieden — ein bei *mauritanica* sehr variables Merkmal. Alle genannten Formen außer *lissoide* entsprechen denn auch verschiedenen Ausprägungen der in diesem Merkmal polymorphen *T. m. mauritanica*.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit *boehmei* hat Doumergues *lissoide*, indem die Färbung als nahezu weiß, die Tuberkel als kaum gekielt und die Kopfform als verlängert beschrieben wird (Doumergue 1899: 79). Doch sollen sich bei *lissoide* die Rosettenschuppen um die Tuberkel nahezu berühren, während sie bei *boehmei* weit voneinander getrennt sind. Zu denken gibt die Mitteilung Doumergues, daß das Rostrale bei *lissoide* gerade das Nasenloch berühren soll. Diese Konfiguration wurde weder von Pasteur & Girot (l. c.) noch von mir bei algerischen Geckos gefunden (Ausnahme: ein Exemplar aus Algier). Es ist daher denkbar, daß im algerischen Saharaatlas (die Typuslokalität Stitten liegt 1500 m hoch) eine Reliktform existiert, die mit *boehmei* einige Plesiomorphien gemeinsam hat.

Rosén (1905) beschrieb aus Algier eine *T. tuberculata*, als deren Charakteristika er drei Nasalia, eine deutliche Spaltung des Rostrale und besonders zahlreiche Tuberkel nannte. Alle *T. mauritanica* haben jedoch drei Nasalia und ein gespaltenes Rostrale, und die Zahl der Tuberkel variiert sehr, so daß diese „Art" keine weitere Beachtung verdient.

Schon Pasteur & Girot (1960) stellten fest, daß das Merkmal „Kontakt zwischen Rostrale und Nasenöffnung" eine eigenartige geographische Verteilung zeigt: Europäische, nordmarokkanische, algerische und nordtunesische Mauergeckos haben keinen solchen Kontakt[3]), bei fast allen südmarokkanischen, libyschen und ägyptischen *mauritanica* besteht er. Sowohl im Westen als auch im Osten ist dieses Merkmal korreliert mit einer mehrfachen Kielung der Rückenschuppen sowie mit Zeichnungsunterschieden, bei der ägyptisch-libyschen Form außerdem mit besonders niedrigen Schuppenwerten und einer ausgeprägten „Stachligkeit". Der genetische Kontakt mit *mauritanica* scheint bei diesen Formen noch nicht abgerissen zu sein; schmale Intergradationszonen existieren (nicht jedoch mit *boehmei* und *deserti* — vgl. Abb. 2). Sie können damit als Unterarten von *T. mauritanica* aufgefaßt werden. Für die östliche Unterart existiert bereits der Name *Gecko fascicularis* Daudin, 1802. Die marokkanische Unterart nenne ich *T. mauritanica juliae.*

---

[3]) Rieppel (1981) zitiert fälschlich Pasteur & Girot (l. c.) als Gewährsleute dafür, daß korsische Mauergeckos einen Kontakt zwischen Rostrale und Nasenloch aufwiesen. Dies behaupteten die zitierten Autoren nicht; vielmehr fanden sie bei einem Tier von Mallorca diese Konfiguration, und eines von Elba hatte eines der Nasenlöcher in Kontakt mit dem Rostrale.

Nicht mit Hilfe von Verbreitungsmustern zu klären ist der Status der ostkanarischen, als *T. mauritanica angustimentalis* Steindachner beschriebenen Form. Das diagnostische Merkmal Steindachners (1891), die Form des Mentale, unterscheidet sie nicht von nordafrikanischen Exemplaren, weshalb Pasteur & Girot (1960) ihre Eigenständigkeit ablehnten. Andere Merkmale, insbesondere die Rückenzeichnung mit einem ausgeprägten hellen Vertebralstreifen, schmalere Zehen, längere Beine, ein sehr langer Schwanz (Tab. 1) und eine höhere Zahl von Dorsaltuberkeln (in Längsrichtung gezählt), besonders der kleinen Tuberkeln der Vertebralreihe, charakterisieren sie jedoch gegenüber allen anderen Angehörigen der Untergattung. Ob sie Art- oder Unterartrang verdient, ist bei einer allopatrischen Form naturgemäß schwer zu entscheiden. Da ihre immunologische Distanz von *mauritanica* aber mindestens ebenso groß ist wie die zwischen *mauritanica* und *deserti*, soll *angustimentalis* zur Art erhoben werden.

Weitere Formen lassen sich nicht von *mauritanica* abgrenzen. Falls in der Vergangenheit im Mittelmeerraum distinkte Unterarten bestanden haben sollten, so wurden diese mit Sicherheit durch den intensiven Schiffsverkehr seit der Antike miteinander vermischt und genetisch eliminiert. Die Verschleppung von Mauergeckos mit Schiffen ist eine bekannte Tatsache: Das Hamburger Zoologische Museum hat mehrere Exemplare, die mit Korkladungen oder Seegras aus Algerien nach Hamburg gekommen waren (ZMH-R 01651—53, 01659). Auf Teneriffa ist die Gegend um Puerto de la Cruz von *T. m. mauritanica* besiedelt, der vermutlich aus Spanien eingeschleppt wurde (z. B. ZMH-R 01661—62, nicht zu verwechseln mit dem endemischen *T. angustimentalis* der Ostkanaren). Selbst nach Südamerika ist der Mauergecko eingeschleppt worden (z. B. ZMH-R 01658, 01663). In Argentinien ist er schon so häufig geworden, daß man ihn zur biologischen Schädlingsbekämpfung verwenden will (Castello & Gil Rivas 1980).

Beschreibung der Arten und Unterarten:

Tarentola (Tarentola) mauritanica (Linnaeus, 1758)

Synonyme: *Gecko muricatus* Laurenti, 1768 (T. typ.: „Mauritania")
Gecko stellio Merrem, 1820 (Nomen substitutum)
Platydactylus muralis Duméril & Bibron, 1836 (Nomen substitutum)

Typus: Aus Schweden konnte keine Auskunft erhalten werden, ob noch ein Typusexemplar existiert.

Terra typica: „Mauritania" (damit ist Nordafrika gemeint). Linnés Exemplar wurde ihm von dem damaligen schwedischen Konsul in Algier, Erik Brander, überlassen (Pasteur & Girot 1960). Ich restringiere deshalb die Typuslokalität auf Algier.

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel einfach oder mehrfach gekielt, besetzt mit Sensillen, umgeben von deutlich ausgeprägten, hufeisenförmigen Rosetten aus Schuppen intermediärer Größe. Übrige Rückenschuppen relativ groß; bei Zählung um die Körpermitte 98—162. Zahl der kleinen Rückentuberkel in einer Vertebrallinie (zwischen den Hinterrändern der Beinansätze) 24—34; 28—46 Gularschuppen vom Mentale bis in die Höhe der Ohröffnungen. Verbreiterte Schuppen und Lamellen unter der ersten Zehe 10—14 bis zur Zehenbasis, 13—17 insgesamt; 4. Zehe 12—20 Schuppen, meist alle verbreitert, bis zur Zehenbasis; 5. Zehe 16—20 Schuppen bis zur Zehenbasis. Maximale Kopf-Rumpf-Länge 84 mm (♂), 75 mm (♀). Kopf bei ♂ breit und kräftig, bei ♀ deutlich schmäler.

Drei Unterarten:

Tarentola mauritanica mauritanica (Linnaeus, 1758)

Synonymie: *Platydactylus facetanus* Strauch, 1862 (T. typ. restr. [Mertens & Wermuth 1960]: Algerien)
T. mauritanica var. *mauritanica* subvar. *gracilis* Doumergue, 1899 (T. typ.: Oran, Alger.)
T. mauritanica var. *maurtanica* subvar. *atlantica* Doumergue, 1899 (T. typ.: Saida, Alger.)
T. mauritanica var. *saharae* Doumergue, 1899 (T. typ.: Ain Sefra, Algerien)
? *T. mauritanica* var. *lissoide* Doumergue, 1899 (T. typ.: Stitten, Algerien)
Tarentola tuberculata Rosén, 1905 (T. typ.: Algier)

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel mit einem mehr oder weniger kräftigen zentralen Kiel; „Stachligkeit" unterschiedlich, aber Tuberkel nie nach caudal gerichtet; an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenschuppen keine vergrößerten Tuberkel. Nasenöffnung nicht mit dem Rostrale in Kontakt; 13—17 Interorbitalschuppen. Färbung mittel- bis dunkelgrau oder graubraun mit 4 bis 5 dunklen, beidseitig leicht eingebuchteten Querbinden (Zählung vom Nacken bis einschließlich der Sakralregion); hinter jeder Binde ein heller Fleck. Iris im Leben grau gefärbt.

Verbreitung: Südeuropa in Küstennähe (nur auf der Iberischen Halbinsel im Landesinnerem, in Griechenland auf Patras, einige der Ionischen Inseln und Kreta beschränkt), auf sämtlichen größeren Inseln des westlichen Mittelmeeres, in Marokko nördlich des Hohen Atlas, in Algerien nördlich des Sahara-Atlas, in Tunesien nördlich einer Linie Gafsa—Sfax. Eingeschleppt auf der türkischen Insel Oxia im Marmara-Meer (Cyren 1935), auf Teneriffa sowie bei Buenos Aires und Montevideo (Südamerika).

Bemerkung: Die Anzahl von „Varietäten" und „Subvarietäten", die Doumergue aus Nordwestalgerien beschrieb, veranschaulicht die hohe Variabilität der Unterart.

Tabelle 3: Pholidosewerte der untersuchten Geckos der Untergattungen *Tarentola*, *Neotarentola und Saharogecko* (Mittelwert ± Standardabweichung;

	n	Schuppenreihen	Tuberkelreihen quer	Tuberkelreihen längs	
				vertebral	laterodors.
m. mauritanica (Nordafrika)	25	131.7±12.6 (102−155)	14.68±1.05 (12.5−16)	21.00±1.08 (19−23)	28.25±1.45 (26−31)
m. mauritanica (Südeuropa)	5	135.5±11.9 (111−150)	14.20±0.76 (13−15)	22.00±1.22 (21−24)	28.50±1.29 (27−30)
m. mauritanica (Banyuls)	15	138.3±16.3 (116−155)	15.23±0.80 (15−16.5	21.00±1.36 (19−23)	28.67±2.02 (26−32)
m. m. x *m. j.* (Argana)	3	(128−136)	(12−14)	(20−23)	(28−34)
m. ssp. (Adrar)	1	146	14.5	20	22
m. juliae (Marokko)	33	128.8±14.3 (98−150)	13.62±1.02 (11.5−16)	20.68±1.01 (19−23)	27.74±2.42 (25−32)
m. fascicularis (Ägypten)	32	137.8±7.0 (128−149)	13.92±0.75 (13−15)	21.94±0.91 (20−23)	27.22±1.85 (24−32)
m. fascicularis (Libyen/Tunesien)	33	136.4±7.5 (120−155)	14.50±1.03 (12−16.5)	21.33±0.92 (20−23)	28.60±2.92 (24−34)
boehmei (Marokko)	12	161.7±11.0 (143−177)	13.00±0.81 (12−14.5)	21.18±1.33 (19−24)	27.50±2.83 (24−31)
deserti (Nordsahara)	17	156.2±14.2 (131−180)	13.52±0.94 (12−15)	21.09±1.16 (18−23)	28.28±2.02 (25−33)
angustimentalis (Fuerteventura)	16	109.6±8.0 (95−125)	14.72±1.24 (12.5−16.5)	23.38±1.71 (21−27)	35.00±3.60 (31−42)
angustimentalis (Lanzarote)	9	116.9±7.9 (103−130)	14.83±1.15 (13.5−16)	23.78±1.99 (22−28)	33.50±3.30 (29−39)
angustimentalis (Graciosa)	10	126.9±6.8 (115−136)	14.95±0.89 (14−16)	22.20±0.79 (21−23)	33.29±2.29 (30−36)
angustimentalis (Roque del Este)	13	120.8±9.9 (108−140)	16.0±1.06 (14.5−17.5)	22.46±2.57 (21−28)	34.85±3.65 (28−41)
a. americana (Kuba)	24	nicht zählbar	18.52±1.54 (16−23)	27.70±1.59 (25−31)	nicht gezählt
n. neglecta (Nordsahara)	22	88.4±6.6 (72−98)	15.48±0.91 (13.5−17)	25.81±1.99 (22−28)	nicht gezählt
n. geyri (Zentralsahara)	6	97.0±4.6 (93−102)	17.00±1.00 (16−18)	32.30±0.55 (30−33)	nicht gezählt

Extremwerte in Klammern). Art und Weise der Schuppenzählung wie bei Joger (1984) beschrieben.

1. Zehe a	1. Zehe b	4. Zehe a	4. Zehe b	5. Zehe	Interorbital-Schuppen	Gularschuppen
11.78±1.01 (10−14)	14.64±1.10 (13−17)	16.00±1.21 (14−19)	15.32±1.23 (12.5−17)	19.34±0.99 (18−21)	14.40±1.00 (13−16)	38.72±2.67 (34−45)
11.90±0.82 (11−13)	14.40±0.96 (13−15)	16.20±1.30 (14−17)	16.00±1.27 (14−17)	19.06±1.24 (18−20.5)	14.20±1.64 (13−17)	37.00±5.39 (32−46)
11.70±0.46 (11−12.5)	14.72±0.65 (13.5−15.5)	16.17±0.90 (154−17.5)	15.97±0.88 (14−17)	19.30±0.96 (18−20.5)	15.13±0.92 (14−16)	34.33±4.01 (28−41)
(11.5)	(13.5−14.5)	(15.5−17)	(16−17)	(16−19)	(14−15)	(34−38)
14	18	17	17	19.5	14	40
11.64±0.74 (10−13)	14.14±0.84 (12−16)	16.28±1.10 (14−18)	16.05±1.22 (14−19.5)	18.84±1.28 (17−21)	14.21±1.02 (12−16)	34.88±4.32 (28−40)
10.89±0.44 (10−12)	13.77±0.58 (13−15)	14.30±0.59 (13−15)	13.91±0.65 (12−15)	17.08±0.76 (16−18)	13.06±0.80 (11−14)	36.84±3.03 (32−44)
11.59±0.58 (10.5−12.5)	13.89±0.63 (13−15)	14.97±0.71 (14−17)	14.47±0.78 (13−16)	18.26±0.90 (16−20)	14.21±0.78 (13−15)	38.26±2.85 (33−44)
14.32±0.56 (13−15)	16.77±0.61 (16−18)	18.41±0.70 (18−20)	18.14±0.71 (17.5−19)	22.05±0.82 (21−23)	15.60±0.84 (15−17)	45.40±2.07 (42−48)
14.69±0.90 (13−17)	17.24±1.07 (16−19.5)	18.67±0.88 (17−21)	16.88±1.54 (14.5−20)	22.61±1.01 (21−24.5)	14.09±0.61 (13−15)	51.64±4.11 (45−59)
11.81±0.70 (11−13)	14.19±0.77 (13−15.5)	16.56±0.81 (15.5−17.5)	16.22±0.89 (15−17.5)	19.13±0.59 (18−20)	15.19±0.66 (14−16)	34.56±2.48 (31−39)
11.31±0.65 (10.5−12)	14.31±0.65 (13.5−15)	16.25±0.71 (15−17.5)	15.94±0.62 (15−16.5)	18.56±0.68 (18−19.5)	15.22±1.20 (14−17)	35.89±2.57 (33−39)
11.89±0.65 (11−13)	14.44±0.63 (14−15.5)	16.50±0.56 (16−17.5)	16.11±0.49 (15.5−17)	18.17±0.75 (17−19)	15.00±0.94 (14−17)	38.70±2.06 (34−41)
11.65±0.47 (11−12)	13.92±0.61 (13−15)	16.11±0.61 (15−17.5)	16.12±1.06 (15−18)	18.04±0.75 (17−19.5)	15.31±0.63 (14−16)	37.30±5.44 (32−45)
14.98±1.42 (12−18)	16.94±1.37 (14−19)	21.02±1.40 (18−23)	19.00±1.48 (16−22)	24.46±1.83 (20−27.5)	(11−16)	37.82±4.67 (31−48)
9.16±0.89 (7.5−11)	11.77±0.78 (11−14)	13.30±0.85 (12−14.5)	12.79±0.93 (11−14)	14.09±0.78 (13−15)	11.18±0.66 (10−12)	34.64±3.50 (29−41)
9.75±0.35 (9.5−10)	12.25±1.06 (11.5−13)	14.17±0.58 (13.5−14.5)	14.00±1.32 (13−15.5)	16.60±0.89 (15.5−17.5)	12.33±0.58 (12−13)	39.20±0.86 (38−40)

Tarentola mauritanica fascicularis (Daudin, 1802)

Synonymie: *T. m. mauritanica*, Loveridge 1947 (partim, non Linnaeus, 1768)

Typus: *„Gecko fascicularis"* wurde von Daudin (1802: 144) nach einem von Lacépède als „Geckotte de Tripoli" etikettierten Tier im Pariser Museum beschrieben. Ein Gecko, der mit diesem Holotypus identisch sein könnte, existiert dort heute nicht mehr (Brygoo, in litt. an Böhme am 5. 9. 83). Ich lege daher als Neotypus fest: ZFMK 35631, ♀, leg. V. Hanák, 20. 4. 80. Dieses Exemplar entspricht dem verlorenen Holotypus in allen wesentlichen Merkmalen.

Terra typica: Loveridge (1947) restringierte die Typuslokalität auf Tripolis. Die ursprüngliche Angabe „Geckotte de Tripoli" dürfte sich allerdings nicht auf die Stadt Tripolis, sondern das Land Tripolitanien, einen Teil des heutigen Libyen bezogen haben. Der Neotypus stammt aus Ain Zeyanah, 20 km südlich von Benghazi, Libyen.

Diagnose: Rückentuberkel mit einem zentralen und zahlreichen sternförmig vom First abzweigenden Kielen. Tuberkel am Schwanz und an den Körperseiten stachelig abstehend und nach caudal gebogen; an der Grenze zwischen Bauch- und Rückenschuppen große Zwischenschuppen eingestreut. Nasenöffnung fast stets mit dem Rostrale in Kontakt; 11—14 (im Westen auch 15) Interorbitalschuppen. Durch die Stachligkeit ist die Unterart der Art *T. deserti* äußerlich ähnlich, aber auch von dieser Art stets durch Schuppenzählung unterscheidbar (Tab. 3: Schuppenreihen, Zehenlamellen, Gularschuppen). Färbung weißlich oder hellgrau mit einem fein ziselierten Netzmuster aus dunklen Linien, das nur undeutlich Querbinden erkennen läßt. Bei westlibyschen Exemplaren verdichtet sich das Muster zu 4—5 x-förmigen Querbinden, die lateral miteinander in Kontakt stehen. Iris im Leben hellbraun gefärbt.

Beschreibung des Neotypus: Stachliges Erscheinungsbild, bedingt durch stark hervorstehende, scharf gekielte Rückentuberkel. Diese tragen neben dem kräftigen Mittelkiel noch mehrere feine Nebenkiele und sind von je einer Rosette aus verkleinerten Tuberkeln umgeben. Auch die lateralen Tuberkel stehen hervor und sind zudem etwas nach caudal eingebogen. Die Tuberkel stehen in 14 Längsreihen, welche teilweise unregelmäßig verlaufen. Die beiden mittleren Längsreihen bestehen zum größten Teil aus kleineren Tuberkeln ohne Rosette. Zwischen den Hinterrändern von Vorder- und Hinterextremitätenansatz 20, in der Vertebralregion 26 Tuberkel. 123 kleine Schuppen in einer Reihe um die Körpermitte herum; 24 Gularschuppen, von denen zwei an das Mentale grenzen. Letzteres läuft ziemlich spitz zu. 13 Interorbitalschuppen; 9/9 Sublabialia, 9/10 Supralabialia; Schwanz aus 27 Wirteln mit je sechs Tuberkeln bestehend. Nasenlöcher vom 1. Supralabiale und drei Nasalia umgeben, eines von ihnen außerdem in Kontakt mit dem median nahezu zweigeteilten Rostrale. Die innersten Nasalia beider Seiten berühren sich median. 1. Zehen mit links 13, rechts 14 verbreiterten Schuppen bzw. Lamellen, davon 10 bis zur Zehenbasis; 4. Zehen mit links 14, rechts 15 Schuppen und Lamellen bis zur Zehenbasis, davon 14 verbreitert; 19 Schuppen und Lamellen unter den 5. Zehen bis zu ihrer Basis. — Maße (mm): Kopf-Rumpf 58.5, Schwanz 68 lang, an der Basis 9.5 breit, langgestreckt und abgeflacht. Linkes Vorderbein 21, linkes Hinterbein 25.5; 4. Zehe 5.4 lang, maximal 2.0 breit. Kopf 18.9 lang, 13.5 breit, 8.4 hoch. Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 7.0, Auge ∅ 3.7, Augenhinterrand bis Ohröffnung 5.5. Ohröffnung schlitzförmig, mit Dentikulation am Vorderrand. — Färbung und Zeichnung (in Alkohol): Dorsal mittelgrau, mit fünf undeutlichen Querbändern, die sich lateral netzartig verzweigen: eines im Nacken, eines hinter den Achseln, zwei weitere auf dem Rücken und eines im Beckenbereich. Schwanz mit 12 dunklen Querringen. An der Schnauzenseite je zwei dunkle Linien vom Augenvorderrand zur Schnauzenspitze, sowie zwei ebensolche vom Augenhinterrand in die Ohrregion. Ventral weiß mit dunklen Pigmentflecken auf einzelnen Schuppen.

Verbreitung: ägyptische und libysche Mittelmeerküste und deren Hinterland, in Tunesien westwärts bis zum Chott-el-Djerid (Tozeur), nordwärts bis in die Gegend von Sfax. Eingeschleppt auf Zakynthos, Ionische Inseln (ZFMK 37257).

Bemerkungen: Bereits bei westlibyschen Exemplaren kann man den genetischen Einfluß der Nominatform wahrnehmen, indem die Schuppenwerte, die Stacheligkeit und die Zeichnung dort weniger extrem sind als in Ägypten und der Anteil der Nasenöffnungen mit fehlendem Rostralkontakt leicht zunimmt. Bis zu einer Linie Sfax—Gafsa herrscht jedoch noch eindeutig *fascicularis* vor; nordwärts von Monastir ist der Kontakt zwischen Nasenloch und Rostrale stets unterbunden. Dazwischen muß die eigentliche Intergradationszone liegen.

Tarentola mauritanica juliae n. subsp.

Synonymie: *T. m. mauritanica,* Bons 1959 (non Linnaeus, 1768)

Holotypus: ZFMK 26132, leg. U. & J. Joger, 11. 8. 1978, ♂

Terra typica: 5 km SO Tazenakht, östl. Antiatlas (Marokko)

Paratypen: ZFMK 26129—131 Tafraoute, 16044 Aoulouz, 16047 Taroudant, 26123—125 Ifni: zw. Gourzim und Mirleft; MNHP 1963-228—231 zw. Tazenakht und Taroudant, -232 Tafraoute, -258—259 Tazenakht, -374 Goulimine, -233—235 zw. Taroudant und Irherm; CNHM 197616—617, -7622—624 Irherm, 199781—786, -807—808 Arhbalou/ Ourika; ZSM 72/1079 Ouarzazate; USNM 196421 11 km W Tan-Tan (insgesamt 34 Exemplare, alle aus Südwestmarokko).

Diagnose: Von der Nominatform durch sternförmig vom First der Rückentuberkel abzweigende Nebenkiele sowie durch den fast immer vorhandenen Kontakt zwischen Nasenöffnung und Rostrale unterschieden, von *T. m. fascicularis* abtrennbar durch fehlende Tuberkel an der Grenze zwischen Dorsal- und Ventralschuppen, kaum ausgeprägte Stachligkeit und andere Färbung und Zeichnung: dorsal graubraun mit 5—6 relativ dünnen, w-förmig verzweigten dunklen Querbinden, oder Zeichnung reduziert zu zwei parallelen Einzelflecken anstelle jeder Querbinde.

Beschreibung des Holotypus: Von gedrungener Gestalt mit kurzem Kopf und dünnem Schwanz. Rückentuberkel klein und spitz, aber nur wenig vorstehend, mit Rosetten. Schwanztuberkel seitlich weit abstehend, auf den ersten 10 der insgesamt 29 Schwanzwirteln zu acht, weiter caudad zu sechst. Rückentuberkel in 14—15 Längsreihen, deren mittlere aus verkleinerten Tuberkeln besteht. In einer Längsreihe zwischen den Ansatzstellen von Vorder- und Hinterbeinen zählt man in der Rückenmitte 25, sonst 20 Tuberkel. Kleine Schuppen 141, um die Körpermitte gezählt; 40 Gularschuppen, von denen eine an das Mentale grenzt (Zählung ab Höhe der Ohröffnung), 14 Interorbitalschuppen. 8/9 Sublabialia, 10/11 Supralabialia. Nasenloch von drei Nasalia, dem 1. Supralabiale und dem Rostrale umgeben. Die innersten Nasalia berühren sich. 16 verbreiterte Schuppen und Lamellen unter den 1. Zehen, davon 13 bis zur Zehenbasis; 17 bzw. 19 Schuppen und Lamellen bis zur Basis der 4. Zehen, davon 17 verbreitert; 20 bzw. 21 Schuppen und Lamellen bis zur Basis der 5. Zehen. — Maße: Kopf-Rumpf 54; Schwanz 66, an der Basis 5.9 breit. Linkes Vorderbein 21, linkes Hinterbein 28; 4. Zehe 5.3 lang, maximal 2.2 breit. Kopf 18.5 lang, 12.1 breit, 6.7 hoch. Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 6.7, Auge ∅ 3.6, Auge bis Ohröffnung 5.4. — Färbung und Zeichnung (in Alkohol): Dorsal mittelgrau mit dunkelbraunen Querbinden: eine wenig ausgeprägte im Nacken, drei breit w-förmige zwischen den Ansatzstellen der Gliedmaßen, eine ebensolche auf der Sakralregion und 11 weitere auf dem Schwanz. Die Rückenbinden reichen bis auf die Körperseiten hinunter, die drei vorderen anastomosieren miteinander. Auf dem Kopf eine blattförmige Figur, deren „Stengel" nach caudal weist. An den Kopfseiten je eine dunkle Linie vom Nasenloch zum oberen Augenrand und ein Stück caudad des Auges weiterlaufend; eine weitere Linie vom 3. Labiale zur Augenmitte und weiter über der schrägovalen Ohröffnung nach caudal verlaufend, mit dem ersten Rückenband verschmelzend. Gliedmaßen mit einigen Stricheln. Ventralseite völlig weiß.

Variabilität der Paratypen: Die Zeichnung variiert relativ stark, obwohl die Grundelemente stets erkennbar sind. Die Dorsalbänder können zu paarigen Flecken reduziert sein. Sehr konstant ist die Konfiguration der Schuppen um die Nasenlöcher und die mehrfache Kielung der Rückentuberkel. Zur Variation der Schuppenwerte vgl. Tab. 3.

Verbreitung: Südmarokko, im Bereich des westlichen Hohen Atlas und seiner Ausläufer (an der Küste nordwärts bis Essaouira); südlich bis zum Hauptkamm des Antiatlas und seiner Ausläufer, von Tan-Tan Plage im Westen bis Ouarzazate im Osten. Die Verbreitung entspricht fast genau derjenigen des endemischen Arganienbaumes (*Argania sideroxylon*).

Bemerkungen: Bei Tafraoute und Ouarzazate sympatrisch mit *T. boehmei.* Im Norden gibt es eine Intergradationszone mit Übergangsformen zu *T. m. mauritanica*: Von drei Exemplaren aus der Gegend von Argana nördlich Agadir (MNHP 1963/260—262) hat eines beide Nasenlöcher in Kontakt mit dem Rostrale, eines beide getrennt und das dritte ein Nasenloch in Kontakt und das andere separat.

Derivatio nominis: Ich benenne die Unterart nach meiner Frau Julie, die mir in

Marokko wie auch in anderen Ländern bei der Reptiliensuche wertvolle Unterstützung leistete.

Tarentola (Tarentola) deserti Boulenger, 1891

Synonym: *Tarentola mauritanica*, Pasteur & Girot 1960 (partim, non Linnaeus, 1758)

Holotypus: BMNH 85.3.27.5

Terra typica: Ouargla, Algerien

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel sehr kräftig (stachlige Erscheinung), mit einem scharfen Mittelkiel und wenigen undeutlichen Seitenkielen (vgl. Abb. 33 bei Joger 1984b), die auch fehlen können, Tuberkel von deutlich ausgeprägter, hufeisenförmiger Rosette aus intermediären Schuppen umgeben. Übrige Rückenschuppen klein; Zählung um die Körpermitte 131—180; 45—59 Gularschuppen; 13—15 Interobitalschuppen. Zahl der kleinen Rückentuberkel in der Vertebrallinie (falls eine komplette Reihe vorhanden) 25—33. Verbreiterte Schuppen und Lamellen unter der 1. Zehe: 13—17 bis zur Zehenbasis, 16—20 insgesamt; 4. Zehe 17—21 Schuppen bis zur Zehenbasis, 14—20 davon verbreitert; 5. Zehe 22—25 Schuppen bis zur Zehenbasis. Maximale Kopf-Rumpf-Länge über 100 mm (♂), 81 mm (♀). Färbung im Leben hellrosa bis fleischfarben mit auffälligen ockergelben Augen; in Alkohol meist weißlich, mit oder ohne Zeichnung aus 5—7 meist zu je zwei Flecken reduzierten Querbändern. Kopf bei beiden Geschlechtern sehr breit und flach.

Verbreitung: Oasen der algerischen Nordsahara, der äußerste Südosten Marokkos bis zum Tafilalt, in Südtunesien aus „Bondje Sedria" (vielleicht Gorge de Seldja nahe Metlaoui, MHNG 1222-74). Die Südgrenze ist unklar. Nicht anhand von Belegexemplaren nachprüfbar waren die Nennung von *„T. mauritanica"* aus Abalessa (Hoggargebirge) durch Werner (1937) und eine Erwähnung von *deserti* aus der ehemals spanischen Sahara (Salvador & Peris 1975). Von Bons (1959) aus dem unteren Dra-Tal in Südmarokko genannte *deserti* sind möglicherweise *T. boehmei*, doch ist Bons' Beschreibung zu ungenau.

Bemerkungen: Arealüberschneidung mit *T. m. mauritanica* gibt es bei Bou-Saada und bei Djelfa. Das Museum Koenig besitzt zwei Exemplare von *deserti*, die von Koenig 1893 an einer Wasserleitung in Mauruba bei Tunis gesammelt worden sein sollen. Eine Fundortverwechslung ist hier zu vermuten. Die niedrigsten Schuppenwerte weist ein Exemplar aus Touggourt auf, während im Norden, an der Arealgrenze, einige der höchsten Werte auftreten.

Tarentola (Tarentola) boehmei n. sp.

Synonymie: *T. ephippiata*, Bons 1959 (non O'Shaugnessy, 1875)
?*T. mauritanica deserti*, Bons 1959 (non Boulenger, 1891)
T. mauritanica, Pasteur & Girot 1960 (partim, non Linnaeus, 1758)

Holotypus: ZFMK 26133, leg. U. Joger, 15. 8. 1978, ♀ (Abb. 3)

Terra typica: El Arba, zwischen Tazzarine und Alnif, Südmarokko

Paratypen: ZFMK 26126—128 Tafraoute, 26134 El Arba (zwischen Tazzarine und Alnif); MNHP 38/165 O. Tatta, 1963/250—252 zwischen Zagora und Agdz, -257 Ouarzazate; CNHM 197893—94 und USNM 196422 Tazzarine (insgesamt 12 Exemplare, alle aus Südmarokko).

Diagnose: Höhere Schuppenwerte als *T. mauritanica* (133—177 um die Körpermitte, 13—15 Schuppen und Lamellen unter der 1. Zehe, 16—18 unter der 4. Zehe, 21—23 unter der 5. Zehe [jeweils bis zur Zehenbasis]). Von *T. deserti* durch die viel schwächere Ausprägung der Rückentuberkel, den Kontakt zwischen Rostrale und Nasenloch und die geringere Größe (♂ 81.5 mm, ♀ 73 mm) unterscheidbar.

Beschreibung des Holotypus: Kopf schlank und flach, Schnauze spitz zulaufend. Dorsalbeschuppung von „weichem" Erscheinungsbild, mit sehr kleinen Schuppen und Tuberkeln. Tuberkel sternförmig gekielt, nur wenig prominent. Lediglich laterale Tuberkel von einer Rosette aus Schuppen intermediärer Größe umgeben. 13 Längsreihen von Dorsaltuberkeln, die Vertebralreihe aus kleineren Tuberkeln als die übrigen. Zwischen den Hinterseiten von Vorder- und Hinterbeinansatz 22 Tuberkel (die Vertebralreihe ist inkomplett). 157 Schuppen um die Körpermitte, 17 Interorbitalschuppen, 48 Gularia bis in die Höhe der Ohröffnungen. 10/10 Sublabialia, 11/11 Supralabialia. Nasenloch von drei Nasalia,

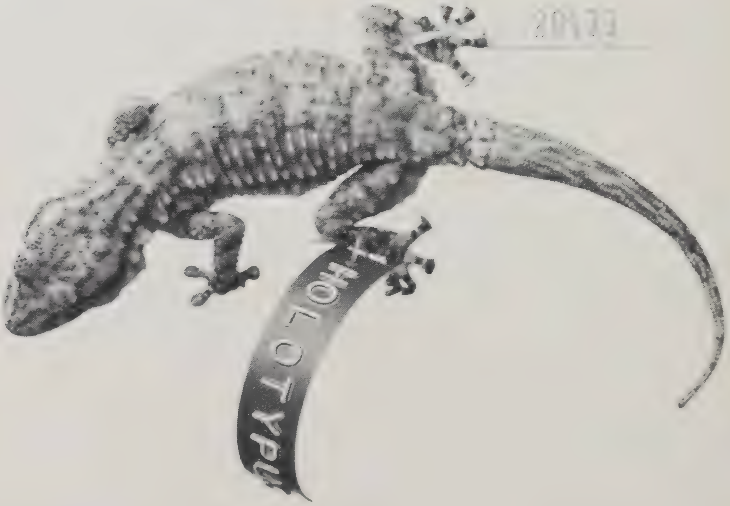


Abb. 3: *Tarentola boehmei* n. sp., Holotypus. Aufnahme Mus. Koenig (E. Schmitz).

dem 1. Supralabiale und dem Rostrale umgeben; eine Zwischenschuppe zwischen den innersten Nasalia. Unter den 1. Zehen 17 verbreiterte Schuppen bzw. Lamellen, davon 14 bis zur Zehenbasis; unter den 4. Zehen 19 Schuppen und Lamellen bis zur Zehenbasis, davon 17 bzw. 18 verbreitert; unter den 5. Zehen 22 bzw. 23 Schuppen und Lamellen bis zur Zehenbasis. 1., 2. und 5. Zehe mit winzigen retraktilen Klauen. — Maße (mm): Kopf-Rumpf 70.5, Schwanz (regeneriert) 63; linkes Vorderbein 26, linkes Hinterbein 36; 4. Zehe 5.4 lang, maximal 2.2 breit; Kopf 21.3 lang, 15.0 breit, 8.3 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 5.9, Auge ∅ 4.8 (verhältnismäßig sehr groß!), Auge bis Ohröffnung 5.4. — Färbung und Zeichnung (in Alkohol): Dorsal hellgrau mit dunkler Zeichnung aus leiterartigen Elementen in der Rückenmitte, mit fünf Querstreben zwischen den Ansatzstellen von Vorder- und Hintergliedmaßen, daran lateral anschließend jederseits zwei wellenförmige Längsbänder, wabenartige Felder umschließend. Auf dem Nacken vier Längslinien, deren laterale oberhalb der Ohröffnung (vom Auge unterbrochen) bis zum 3. Labiale ziehen. Die dorsalen Nackenstreifen lösen sich auf dem Kopf in zahlreiche Einzelflecken auf, welche erst vor dem Auge wieder zu zwei deutlichen Streifen zusammentreten und bei den Nasenlöchern enden. Supralabialia gefleckt, Sublabialia und Ventralseite weiß. Gliedmaßen mit Querbinden. Schwanz mit zickzackartig verschmelzenden Längslinien (Abb. 3).

Variabilität der Paratypen: Der Typus hat das lebhafteste Zeichnungsmuster. Bei den Paratypen treten die vernetzenden Zeichnungselemente teilweise zurück, und die sechs Mittelstege der „Leitern" verbleiben, teilweise noch median unterbrochen. Der erste dieser sattelartigen Rückenflecken liegt im Nacken, vier zwischen den Ansatzstellen von Vorder- und Hintergliedmaßen und einer auf der Schwanzbasis. Auch die Kopfzeichnung ist häufig wenig ausgeprägt. Die Pholidose variiert relativ gering. Am Nordwestrand des Areals (Tafraoute) treten die niedrigsten Schuppenwerte auf, die aber immer noch bedeutend höher sind als bei sympatrischen *T. m. juliae* (Tab. 3). Da außerdem am zweiten Überschneidungspunkt der beiden Areale, Ouarzazate, keinerlei Anzeichen für eine Merkmalsannäherung sprechen, kann der Artstatus als gesichert gelten.

Verbreitung: In Südmarokko im Dra-Tal von Ouarzazate abwärts, inklusive benachbarter Regionen wie Tazzarine, Jebel Bani und Südabdachung des Antiatlas. Unklar ist, wie weit die Art nach Süden geht. Ein einzelnes Exemplar, das aus dem Mauretanischen Adrar stammen soll (MHNP 1967/539), ähnelt *T. boehmei*, hat jedoch die Nasenöffnung in Kontakt mit dem Rostrale. Es muß daher offen bleiben, ob die Art bis nach Mauretanien hinein vorkommt, zumal die Angaben von Salvador & Peris (1975) über „*T. m. deserti*" aus der ehemals spanischen Sahara zu unpräzis sind, um die tatsächliche Artzugehörigkeit der Tiere zu klären.

Derivatio nominis: Ich benenne die Art zu Ehren von Dr. Wolfgang Böhme, welcher als erster ihre Eigenständigkeit erkannte.

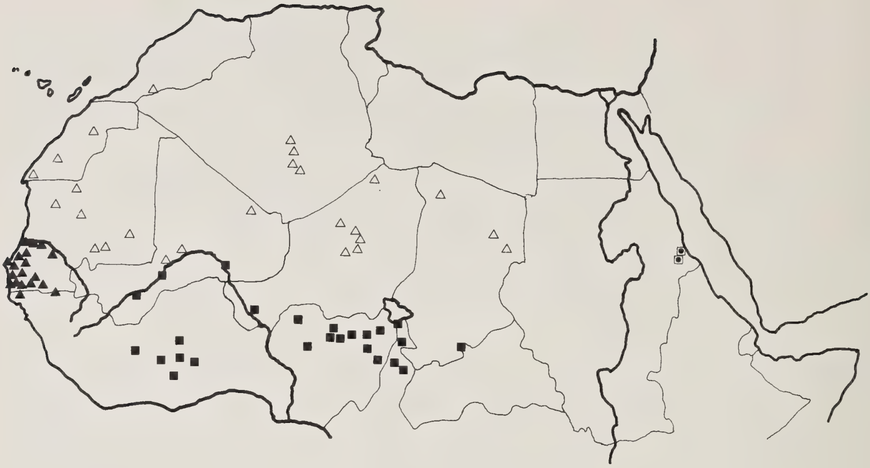


Abb. 4: Verbreitung der Unterarten von *Tarentola ephippiata.*

■ *T. e. ephippiata*

△ *T. e. hoggarensis*

▲ *T. e. senegambiae*

▣ *T. e. nikolausi*

Tarentola (Tarentola) angustimentalis Steindachner, 1891

Synonym: *T. m. mauritanica,* Loveridge 1947 (partim, non Linnaeus, 1758)

Syntypen: NMW 17942—44

Terra typica: Allegranza, Graciosa und Lanzarote, östliche Kanarische Inseln (nicht Fuerteventura, wie Wermuth (1965) angibt)

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel schwach ausgebildet, doch von deutlichen Rosetten umgeben (außer in der Rückenmitte); gewöhnlich ein Kiel, gelegentlich auch mehrfache Kielung der Tuberkel. Zählung der kleinen Tuberkel in der Vertebralreihe (falls eine vollständige Reihe vorhanden) 28—42; Rückenschuppen groß (95—140 um die Körpermitte, Gularschuppen 31—45, Interorbitalschuppen 13—17). Verbreiterte Schuppen und Lamellen unter der 1. Zehe 10—13 bis zur Zehenbasis, 13—16 insgesamt; unter der 4. Zehe 15—18 Schuppen bis zur Zehenbasis, gewöhnlich alle zu Lamellen verbreitert; unter der 5. Zehe 17—20 Schuppen bis zur Zehenbasis. Maximale Kopf-Rumpf-Länge 76.5 mm (♂), 64 mm (♀). Besonders lange Gliedmaßen (hochbeinige Erscheinung); Schwanz stets länger als Kopf + Rumpf. Zehen weniger verbreitert als bei den anderen Arten der Untergattung (Tab. 1). Färbung hell- bis mittel-grau mit gewöhnlich 5 dunklen Querbinden, die fast stets durch einen hellen Vertebralstreifen geteilt werden. Iris im Leben goldmetallisch glänzend.

Verbreitung: Ostinseln der Kanaren: Fuerteventura, Lobos, Lanzarote, Graciosa, Allegranza, Roque del Este.

Bemerkungen: Unter den verschiedenen Inselpopulationen existiert ein Nord-Süd-Trend zur Schuppenvergrößerung (Tab. 3). Für eine subspezifische Aufgliederung reicht er jedoch nicht aus.

Untergattung *Sahelogecko*

An jüngeren Arbeiten über die „äthiopischen" Angehörigen der Gattung *Tarentola* ist neben der Revision Loveridges (1947) die Untersuchung von Grandison (1961) über die Taxonomie von *T. annularis* und *T. ephippiata* zu nennen. Während Loveridge *ephippiata* als Unterart von *annularis* ansah, stellte Grandison die Koexistenz beider in weiten Räumen ihres Verbreitungsgebietes fest, fand aber außerdem in Senegambien „intermediäre" Exemplare, die sie als Hybriden deutete. Ihre Interpretation dieses Phänomens bemüht einen hypothetischen Zusammenbruch des Isolationsmechanismus zwischen beiden Arten als Folge höherer Niederschläge in der küstennahen Region.

Grandison übersah zwei Dinge: Erstens ist es zur Entstehung von Hybriden notwendig, daß beide Elternarten im Gebiet präsent sind[4]). Dies ist aber objektiv nicht der Fall. Im größten Teil des Verbreitungsgebiets von Grandisons „Mischtyp" kommt *annularis* nicht vor; diese Art ist im Senegal auf die Cap Vert-Halbinsel und vorgelagerte Inseln beschränkt (Joger 1982a). Auch typische *ephippiata* gibt es im südlichen Senegal und in Gambia nicht (entgegen der Karte Grandisons [1961: Fig. 1]). Zweitens übersah die Autorin die Existenz einer dritten Art im östlichen Senegal und den angrenzenden Staaten, ausgezeichnet durch mehrfach gekielte Rückentuberkel, eine eigentümlich bleiche Färbung und besondere Schuppenzahlen. Diese Art wurde inzwischen unter dem Namen *T. parvicarinata* beschrieben (Joger 1980).

Die angeblichen Hybriden (untersucht: BMNH 1968.1104—1118, Boughari, und ZFMK 17114—124, Diattacounda) sind in Wahrheit eindeutige *ephippiata*, jedoch eine Population besonders großwüchsiger Tiere mit sehr hohen Schuppenwerten, die Unterartrang verdient.

Ein weiteres Problem stellte die von Werner (1937) beschriebene *T. delalandii hoggarensis* aus dem zentralsaharischen Hoggargebirge dar. Grandison (1961) vermutete ihre Indentität mit *T. ephippiata*, da auch eine von Pasteur (1959) aus Südmarokko beschriebene Art, *Tarentola panousei*, sich als zu *T. ephippiata* gehörig erwies. Im Falle von *hoggarensis* war dies jedoch nicht nachweisbar, da

---

[4]) außer in dem sehr seltenen Fall der Hybridogenese, die nur bei einigen Fischen und Anuren nachgewiesen ist, wo durch einen speziellen Mechanismus das Genom eines Elternteils in den Keimzellen des Hybriden eliminiert wird, so daß dieser genotypisch dem anderen Elternteil entspricht und letzteren dadurch voll ersetzen kann (Tunner 1980).

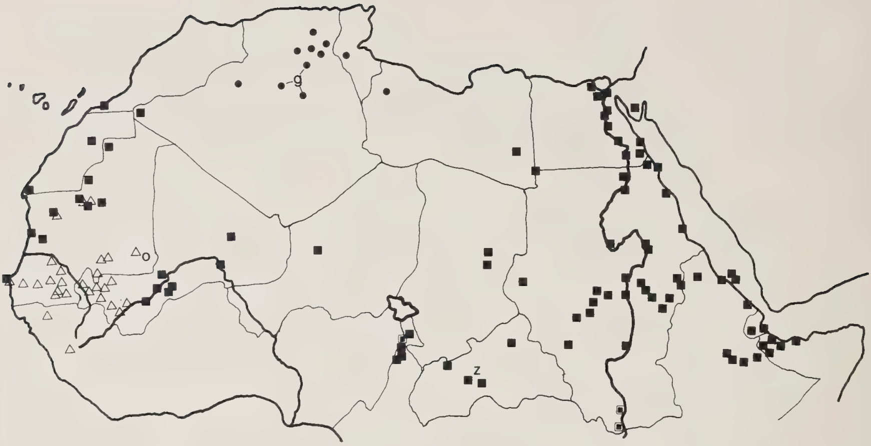


Abb. 5: Verbreitung von *Tarentola annularis*, *T. parvicarinata* und *T. neglecta*.

■ *T. a. annularis*

z *T. a. annularis*, plesiomorphe zentralafrikanische Population

▣ *T. a. relicta*

△ *T. parvicarinata*

o *T. parvicarinata*, abweichende Population von Oualata

● *T. neglecta*

g *T. n. geyri*

das Typusexemplar verloren gegangen war und auch kein topotypisches Material vorlag. Pasteur (1960) designierte zwei Exemplare von *ephippiata* aus dem Airgebirge zum „Plesiotyp" von *hoggarensis*. Ein „Plesiotyp" ist allerdings in den internationalen Nomenklaturregeln (Kraus 1970) nicht vorgesehen — was Pasteur mit dieser Bezeichnung aussagen wollte, bleibt unklar.

Inzwischen gelang es mir, *ephippiata* auch im Hoggargebirge zu finden, sowie weiteres topotypisches Material in den Sammlungen der Museen in München und San Francisco ausfindig zu machen. Diese Exemplare stimmen in allen von Werner angegebenen Merkmalen, insbesondere auch in der charakteristischen Zeichnung, mit der Beschreibung von *hoggarensis* überein. Sie unterscheiden sich überdies von typischen *ephippiata* in niedrigeren Schuppenwerten, so daß im Rahmen dieser Revision eine Neubeschreibung von *hoggarensis* als Unterart von *ephippiata*, mit Designierung eines Neotypus, erfolgen kann.

Zu *hoggarensis* zählen außerdem Populationen aus anderen reliktären Gunsträumen der Sahara, von Südwestmarokko (*„panousei"*) bis zum Tibesti- und Ennedi-Gebirge. Die geographische Variation gegenüber den südlichen Populationen von *ephippiata* verläuft nicht klinal mit allmählichen Übergängen, sondern es existieren schmale Intergradationszonen, die an physische Barrieren (Flußläufe, Tschadsee) gebunden sind (Abb. 4). Es handelt sich also um einen lehrbuchhaften Fall von Unterartbildung.

Die Frage, welche Unterart die Nominatform ist (Terra typica „Westafrika"), konnte durch Untersuchung der beiden Syntypen geklärt werden. Sie liegen in einem Merkmal (Interorbitalschuppen) außerhalb der Variationsbreite von *hoggarensis*, in einem anderen (Schuppenreihen um die Körpermitte) außerhalb der Bandbreite der senegambischen Form (Tab. 4) und entsprechen in allen Merkmalen der dritten, von der Elfenbeinküste bis nach Kamerun verbreiteten Unterart, welche daher zur Nominatform erklärt werden muß. Für die südwestliche Unterart existiert noch kein verfügbarer Name; der Typus von *T. senegalensis* von der Insel Gorée, von Loveridge (1947) mit *ephippiata* synonymisiert, ist eine eindeutige *annularis*. Auf Gorée kommt *ephippiata* auch nicht vor. Die neue Unterart soll den Namen *T. ephippiata senegambiae* erhalten.

Zu klären blieb die Frage der Stellung eines einzelnen alten, angeblich aus Durrur bei Suakin (Sudanesische Küste des Roten Meeres) stammenden Exemplares von *T. ephippiata* (BMNH 97.10.28.126, vgl. Anderson 1898). Das ausgebleichte Tier aus dem Jahre 1897, von einem Ort mehr als 1000 km östlich aller bekannten Fundorte stammend, ließ an eine Fundortverwechslung denken (zumal ich selbst im Sudan keine *T. ephippiata* finden konnte), bis G. Nikolaus kürzlich dem Museum Koenig eine *ephippiata* aus Erkowit bei Suakin schickte. Es zeichnet sich durch eine höchst eigentümliche Rückenzeichnung aus, und ich zögere nicht, eine weitere Unterart *T. ephippiata nikolausi* zu beschreiben.

T. annularis zeigt im Gegensatz zu *T. ephippiata* über den größten Teil seines riesigen Verbreitungsgebietes (Abb. 5) keine geographische Variation (Tab. 4). Jedoch tritt im südlichen Sudan, zwischen Juba und der ugandischen Grenze, eine Form auf, die in den Schuppenzahlen *annularis* entspricht, mit einer hellen Färbung ohne die für *annularis* typischen vier weißen Scapularflecken und einer leichten Mehrfachkielung der Rückentuberkel aber *T. parvicarinata* ähnelt (7 Exemplare aus verschiedenen Museen). Eine weitere Population, die diese Merkmale aufweist, entdeckten Böhme und Eisentraut (Böhme 1975) in Mora (Nordwest-Kamerun) an Hauswänden (ein Exemplar konserviert: ZFMK 8856).

Da *T. parvicarinata* im mauretanischen Adrar-Gebirge und in Dakar mit typischen *annularis* sympatrisch, ohne jegliche Anzeichen einer Vermischung gefunden wurde (Joger 1980), stellt sich die Frage, zu welcher Art die genannten Exemplare aus Mora und dem Südsudan gehören. Bei der Wertung dieser, aus sowohl voneinander, als auch von *parvicarinata* weit entfernten Regionen stammenden Geckos ist zu bedenken, daß die Übereinstimmungen mit *parvicarinata* plesiomorphen Charakters sind, während die höheren Schuppenwerte als apomorph gelten müssen (Joger 1984b), wenn auch nicht unbedingt als synapomorph mit *annularis*. Läßt man die Schuppenvermehrung als Synapomorphie mit *annularis* gelten, so muß nach der Hennigschen Theorie (Schlee 1971) die

Tabelle 4: Pholidosewerte der untersuchten Geckos der Untergattung *Sahelogecko* (Mittelwert ± Standardabweichung; Extremwerte in Klammern). Art und

	n	Schuppen-reihen	Tuberkel-reihen quer	1. Zehe b
e. ephippiata	6	83.4±4.8		14.90±1.08
(Kamerun/Tschad)		(85−97)	(14−16.5)	(14−15.5)
e. ephippiata	44	98.6±4.9	15.47±0.73	15.92±0.66
(Nigeria)		(91−112)	(14−16.5)	(15−17.5)
e. ephippiata	11	98.0±3.2	15.90±0.42	15.64±0.67
(Togo/Ghana/Elfenbeinküste)		(92−103)	(15.5−16.5)	(15−17)
e. ephippiata	12	94.4±8.4	16.08±0.87	15.71±0.72
(Mali/Niger/Tschadsee)		(83−110)	(14.5−18)	(14−16.5)
e. hoggarensis	22	87.0±5.0	15.84±0.54	15.14±0.60
(Hoggar)		(77−94)	(14.5−16.5)	(14−16)
e. hoggarensis	15	87.9±5.4	16.10±0.60	15.07±0.42
(Air)		(79−97)	(15.5−17)	(14.5−15.5)
e. hoggarensis	7	86.9±3.8	15.71±0.57	14.50±1.04
(Tibesti/Ennedi)		(83−93)	(15−16.5)	(13−16)
e. hoggarensis	3			
(Nord-Mali)		(68−86)	(15−16)	(13−15)
e. hoggarensis	18	89.1±4.7	15.58±0.60	15.06±0.92
(Westsahara)		(75−96)	(14.5−16.5)	(13−16)
e. senegambiae	12	105.3±6.1	16.33±0.91	15.93±0.81
(Nord-Senegal)		(99−116)	(14.5−17.5)	(15−17.5)
e. senegambiae	45	117.4±6.5	16.11±1.05	17.18±1.39
(Süd-Senegal)		(100−125)	(14−18.5)	(14.5−20)
e. nikolausi	2	96−100	16−16.5	15−16
ephippiata Typen	2	92−98	15.5−16	15−17
a. annularis	9	144.8±6.2	13.33±0.71	19.11±0.93
(Z.A.R. Süd)		(137−152)	(12−14)	(17.5−20)
a. annularis	8	157.5±6.8	13.56±0.73	20.50±0.93
(Z.A.R. N/Tschad)		(148−168)	(12−14)	(19−22)
a. annularis	51	162.6±10.3	13.65±0.57	18.62±1.17
(Kamerun)		(142−183)	(12−14)	(15.5−21)
a. annularis	53	171.3±9.5	13.80±0.52	18.80±1.15
(Senegal)		(152−194)	(12−14.5)	(16−21)
a. annularis	76	164.6±11.1	13.80±0.45	20.10±1.30
(Mauretanien)		(139−185)	(12−14)	(17−23)
a. annularis	27	155.4±10.2	13.60±0.55	20.00±1.71
(Mali/Niger)		(138−172)	(12−14)	(17−25)
a. annularis	24	164.7±12.7	13.63±0.63	20.14±0.89
(Sudan/Ägypten)		(144−183)	(12−14)	(18−22)
a. annularis	27	159.9±10.5	14.17±0.87	19.28±2.05
(Somalia/Äthiopien)		(146−182)	(12−15.5)	(14.5−23)
a. a. (Tindouf)	1	170	13.5	19
a. a. (Oum Chalouba)	1	170	14	18
a. relicta	7	157.1±5.9	12.86±0.56	19.21±1.19
(Südsudan)		(154−168)	(12−13.5)	(17.5−20)
a. relicta (Mora)	1	168	14	18
parvicarinata	129	147.2±15.0	12.40±0.63	17.10±1.42
(o. Oualata/Mauretanien)		(103−184)	(12−14)	(15−20)
parvicarinata (Oualata)	3	(142−146)	(12−12.5)	(17−19)

Weise der Schuppenzählung wie bei Joger (1984) beschrieben.

4. Zehe a	*4. Zehe b*	*5. Zehe*	*Interorbital-schuppen*	*Gular-schuppen*
16.20±1.25	17.80±1.79	20.60±1.29	14.80±0.84	28.40±1.67
(15−18)	(15−19)	(19−22)	(14−16)	(27−31)
16.03±0.66	16.84±0.81	20.38±0.81	14.77±0.86	30.07±2.07
(14.5−17)	(15−18)	(19−22)	(13−17)	(25−34)
16.50±0.67	17.09±0.83	19.45±0.93	15.18±0.87	31.27±3.61
(15−17)	(16−18)	(18−21)	(14−17)	(27−36)
16.29±1.01	17.13±0.61	19.96±0.96	14.17±0.84	31.27±1.79
(15−18)	(16−18)	(19−21)	(13−15)	(29−34)
15.34±0.62	16.98±0.75	18.80±0.78	12.14±0.79	32.81±2.32
(14.5−17)	(15.5−18)	(17.5−20)	(10−13)	(29−37)
15.29±0.73	16.89±0.76	18.93±0.76	11.93±0.80	31.20±2.27
(14−16.5)	(16−18)	(18−20)	(11−13)	(27−35)
14.00±1.41	15.86±1.07	18.71±0.91	12.71±0.49	34.86±3.20
(12−16)	(15−18)	(17−20)	(12−13)	(32−40)
(14−16)	(15−18)	(17.5−19.5)	(12−13)	(29−37)
15.72±0.89	16.44±0.78	18.42±0.91	12.89±0.91	29.67±2.00
(14−17)	(15−18)	(16−20)	(12−14)	(27−33)
19.75±0.75	17.11±0.71	21.54±0.89	15.07±1.14	
(18−20)	(16−18)	(20−23)	(14−17)	(28−33)
20.00±1.03	17.68±1.38	22.73±1.21	15.64±0.95	nicht gezählt
(17−22)	(15.5−20)	(20−24.5)	(14−18)	
(16)	(17)	(19−20.5)	(13)	(32−35)
nicht gezählt	(15.5−17)	(19−20)	(15)	(28−32)
21.06±0.98	19.94±1.65	25.61±0.89	17.22±0.67	39.89±3.10
(20−22.5)	(17.5−22)	(24−26.5)	(16−18)	(35−45)
22.44±0.68	21.38±1.30	27.44±1.43	17.43±0.79	43.50±3.51
(21.5−23.5)	(19−22.5)	(25−29)	(16−18)	(38−48)
24.39±1.12	20.63±1.36	27.56±1.15	17.24±1.19	48.83±2.82
(22−27)	(18−24)	(25−30)	(15−20)	(44−53)
23.06±1.02	20.20±1.42	26.00±1.42	17.24±0.89	45.43±4.35
(21−25)	(17−22)	(25−28)	(15−19)	(39−53)
23.32±1.24	21.70±1.36	27.20±1.30	17.87±1.13	48.60±4.08
(21−26)	(18−24)	(25−31)	(15−20)	(41−57)
23.68±1.36	21.90±1.24	27.70±1.27	17.61±1.07	45.73±3.37
(20−26)	(19−24)	(26−30)	(16−20)	(39−53)
23.68±1.68	20.32±1.49	27.19±1.34	17.56±0.87	45.67±4.09
(20−27)	(18−23)	(25−30)	(16−20)	(41−56)
22.89±1.59	20.72±1.74	26.98±1.42	18.19±1.27	48.81±4.11
(18−26)	(18−24)	(26−30)	(15−20)	(41−55)
23	22	26	18	61
24	21.5	27.5	18	39
20.71±0.49	19.79±0.79	26.21±0.99	17.71±0.49	43.50±3.33
(20−21)	(18.5−21)	(25−28)	(17−18)	(39−49)
20	23	27	18	nicht gezählt
19.00±1.11	20.41±1.22	23.10±0.97	16.94±0.94	42.58±4.28
(17−21)	(18−23)	(21−25)	(15−19)	(35−54)
(19−20)	(20−21)	(24−25.5)	(16−18)	(41−47)

intermediäre Form näher mit *annularis* als mit *parvicarinata* verwandt sein; sie wäre daher als Unterart von *annularis* zu klassifizieren, wenn man sie nicht als eigene Art gelten lassen wollte.

Ein weiteres Argument für die Nähe zu *annularis* ist, daß ich in der Zentralafrikanischen Republik eine isolierte Population fand, die wiederum morphologisch zwischen der „Mora-Juba-Form" und *annularis* steht, indem sie nämlich mit jener Form das gelegentliche Auftreten einer Zwischenschuppe zwischen Rostrale und Nasenloch und mit *annularis* glatte Tuberkel gemeinsam hat, in der Färbung jedoch intermediär ist (Auftreten der Scapularflecken in abgeschwächter Form neben verschwommenen Querbändern auf hellem Grund). Während die plesiomorphe zentralafrikanische Population über eine weitere Zwischenstufe (nördliche Zentralafrikanische Republik) mit *annularis* verbunden ist und deshalb kaum taxonomischen Status verdient (Tab. 4), sind die Populationen aus Mora und dem Südsudan distinkt genug, um Unterartstatus zu erhalten, zumal die ihnen nächstgelegenen Fundorte (Mora-Mokolo 60 km, Juba-Wau 500 km) von echten *annularis* bewohnt sind. Das disjunkte Verbreitungsmuster ist allerdings für eine Unterart ungewöhnlich; vielleicht handelt es sich auch um Reliktvorkommen einer altertümlichen Art. Wegen der morphologischen Nähe erscheint es bis auf weiteres angebracht, sie als *T. a. relicta* zu *annularis* zu stellen. Sollten einmal lebende Exemplare erhältlich sein, so muß diese Entscheidung serologisch-immunologisch überprüft werden.

Die „Varietät" *T. annularis quadraticauda* Tornier, 1905, aus Somalia, charakterisiert durch eine „viel weniger starke Abplattung" des Schwanzes als *T. a. annularis*, erwies sich nach Untersuchung der Syntypen als nicht von der Nominatform unterscheidbar.

Demnach beinhaltet die Untergattung *Sahelogecko* folgende Taxa:

Tarentola (Sahelogecko) ephippiata O'Shaugnessy, 1875

Syntypen: BMNH 65.2.17.10 und 65.5.3.57

Terra typica: Ursprünglich „Westafrika", wird die Terra typica hiermit auf Nigeria restringiert, da von den beiden ehemaligen britischen Kolonien im Verbreitungsgebiet der Nominatform, Nigeria und Ghana (früher Goldküste), der Nordteil der letzteren vor 1875 wegen der Kämpfe mit dem Ashantireich (vgl. Olderogge & Potechin 1961), welches zwischen dem Verbreitungsgebiet von *T. ephippiata* in Nordghana und der Küste lag, nicht zugänglich war.

Diagnostische Merkmale: Schuppen groß bis sehr groß, rund, glatt oder mit einfachem Kiel; Bauchschuppen nur wenig kleiner als die Rückenschuppen, Grenze zwischen beiden unscharf. 28—37 Gularschuppen vom Mentale bis in die Höhe der Ohröffnungen, zwischen Mentale und Gularschuppen stets 1—3 vergrößerte Zwischenschuppen. 13—18 verbreiterte Schuppen und Lamellen unter der 1. Zehe insgesamt, 16—25 Schuppen und Lamellen unter der 5. Zehe bis zur Zehenbasis. Gewöhnlich 16 Tuberkellängsreihen (gelegentlich 1—2 mehr oder weniger). Ohröffnung hochoval, ohne Dentikel, Kopfform typisch durch aufgetrieben wirkende Backenregion. Zeichnungsmuster aus sattelartigen braunen Querbinden auf hellem Grund.

Vier Unterarten:

Tarentola ephippiata ephippiata O'Shaugnessy, 1875

Diagnostische Merkmale: Großschuppig (85—112 Schuppenreihen um die Körpermitte); Tuberkel mit schwachem Mittelkiel. 13—17 (meist 14—16) Interorbitalschuppen. Unter der 4. Zehe 15—19 verbreiterte Schuppen und Lamellen, die etwa mit der Zehenbasis abschließen; 18—22 Schuppen und Lamellen unter der 5. Zehe. Zeichnung aus 3—5 dunkelbraunen, sattelförmigen Querbändern (gezählt vom Nacken bis in die Sakralregion), die oft zu zwei dorsolateralen Längsbändern verschmolzen sind (Abb. bei Dunger 1969). Maximale Kopf-Rumpf-Länge 93 mm (♂), 83 mm (♀).

Verbreitung: Norden der Staaten Elfenbeinküste, Ghana, Togo (sicher auch Benin), Nigeria, Kamerun, nördlich von 9° N; Obervolta, Süden der Staaten Mali, Niger und Tschad, nach Norden bis zum Nigerbogen und zum Tschadsee.

Bemerkungen: Am Niger und in der Tschadsee-Region findet Integradation mit *T. e. hoggarensis* statt, da dort intermediäre Exemplare neben eindeutigen Vertretern beider Subspecies gefunden wurden (vgl. in Tab. 4 die Zeile „Mali/Niger/Tschadsee" mit den darüber und darunter angeordneten Werten [Schuppenreihen, Zehenlamellen, Interorbitalschuppen]).

Tarentola ephippiata hoggarensis Werner, 1937

Synonymie: *T. delalandii*, Angel 1938 (non Duméril & Bibron, 1836)
T. panousei Pasteur, 1959 (T. typica: Hamada du Dra)
T. neglecta, Wake & Kluge, 1961 (non Strauch, 1895)

Neotypus: ZFMK 36609 (Abb. 6), leg. U. Joger, 2. 2. 82, ♀

Terra typica: 40 km N Tamanrasset (Hoggargebirge, Algerien)

Diagnose: Sehr große Schuppen (68—98 Schuppen um die Körpermitte, 10—14, meist 11—13 Interorbitalschuppen); Tuberkel völlig glatt und flach. Unter der 4. Zehe 12—18 Lamellen und verbreiterte Schuppen bis zur Zehenbasis, gewöhnlich weitere 1—2 auf der anschließenden Fußfläche; 16—20 Schuppen und Lamellen bis zur Basis der 5. Zehe. Von den drei Nasalia ist das dem Rostrale anliegende viel kleiner als die beiden anderen. Zeichnung wie bei der Nominatform, doch Grundfarbe mit rosa Anflug. Maximale Kopf-Rumpf-Länge 82.5 mm (♂), 79 mm (♀). Gliedmaßen im Durchschnitt länger als bei anderen Subspecies.

Beschreibung des Neotypus: Körper gedrungen gebaut, doch mit relativ langen Gliedmaßen. Schnauze rundlich, Wangenregion aufgetrieben. Schuppen ausgesprochen groß, besonders auf der Kopfoberseite: Nur 11 Interorbitalschuppen; 92 Schuppen um die Körpermitte herum, 33 Gularschuppen (bis in Höhe der

Ohröffnungen), die nicht mit dem Mentale zusammenstoßen. Rückentuberkel glatt und rund, mit leicht angedeutetem Zentralkiel, in 16 Längsreihen, deren mittlere zwischen den Hinterseiten von Vorder- und Hinterbeinen 33 Tuberkel umfassen. Nasenloch vom Rostrale, dem 1. Supralabiale und drei Nasalia umgeben. Die innersten Nasalia sind sehr klein und berühren einander. Beidseitig je 8 Sublabialia und 9 Supralabialia. Ohröffnung halbmondförmig, schräggestellt, ohne Dentikel, aber mit vergrößerten Schuppen am Vorderrand. Beiderseits 15 vergrößerte Schuppen und Lamellen unter den 1. Zehen, davon 12 bis zur Zehenbasis; 16 bzw. 18 Lamellen und Schuppen bis zur Basis der 4. Zehe, alle verbreitert; 19 bzw. 20 Lamellen und Schuppen bis zur Basis der 5. Zehe. 1., 2. und 5. Zehen tragen winzige retraktile Klauen. Schwanz mit 22 Wirteln à 6 Tuberkeln. — Körpermaße (mm): Kopf-Rumpf 58.5, Schwanz (Spitze regeneriert) 57; linkes Vorderbein 21, linkes Hinterbein 26, 4. Zehe 5.3 lang, maximal 2.2 breit. Kopf 19 lang, 12.6 breit, 7.2 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 6.7, Auge ∅ 3.3, Auge bis Ohröffnung 6.3. Schwanzbasis ∅ 6.9. — Färbung und Zeichnung: dorsal grau mit rosa Anflug; fünf w-förmige, dunkelbraune Querbinden, deren vorderste auf dem Nacken, drei zwischen den Ansatzstellen der Gliedmaßen und eine über dem Becken liegt. Sieben weitere Querbinden auf dem Schwanz. Kopfoberseite einfarbig gelblichgrau. Eine dunkle Linie zieht von der Nachbarschaft des 2. Labiale zum Auge und setzt sich hinter diesem caudad fort, links mit dem ersten, rechts mit den ersten beiden Rückensätteln verschmelzend. Ventralseite weißlich-beige.

Variabilität: Bei Exemplaren aus dem Hoggar und aus Madama (Nord-Niger) herrscht der Zeichnungstyp mit zwei parallelen Dorsolateralbändern vor, während bei den übrigen Populationen die Sättel meist unverschmolzen sind. Fast stets findet sich ein helles Vertebralband. Zur Variation der Pholidose s. Tab. 4. In den Intergradationszonen mit der Nominatform — am Niger und im Tschadseegebiet — sind die Schuppenwerte allgemein etwas höher.

Verbreitung: Inselartig in Gunsträumen der Sahara: Hoggar, Air, Tibesti, Ennedi, Madama (Nord-Niger), Tilemsi-Tal und Goundam (Nord-Mali), Süd-Mauretanien, Mauretanischer Adrar, in Nord-Mauretanien bei Bir-Moghrein, in der (ehemals spanischen) Westsahara bei Guelta Zemmour, Bou Genduz und einigen anderen Oasen (Salvador & Peris 1975), in Südmarokko und evtl. -algerien in der Hamada du Dra.

Bemerkungen: Eine Nennung aus Beni-Abbes, algerische Nordsahara (Grenot 1972), konnte nicht überprüft werden, da kein Belegexemplar vorhanden ist. Die Unterart ist an alte Bäume (Akazien) mit lockerer Borke gebunden, unter welcher die Tiere Schutz suchen. In der Sahara ist das Areal deshalb in viele Teilareale zerrissen. Erste Anzeichen einer weiteren infrasubspezifischen Differenzierung sind feststellbar: Anfang November wurden im Airgebirge nur Adulti und Semiadulti gefunden, im Hoggargebirge dagegen gleichzeitig zahlreiche einige Monate alte Jungtiere. Die Paarungszeiten scheinen sich also gegeneinander ver-

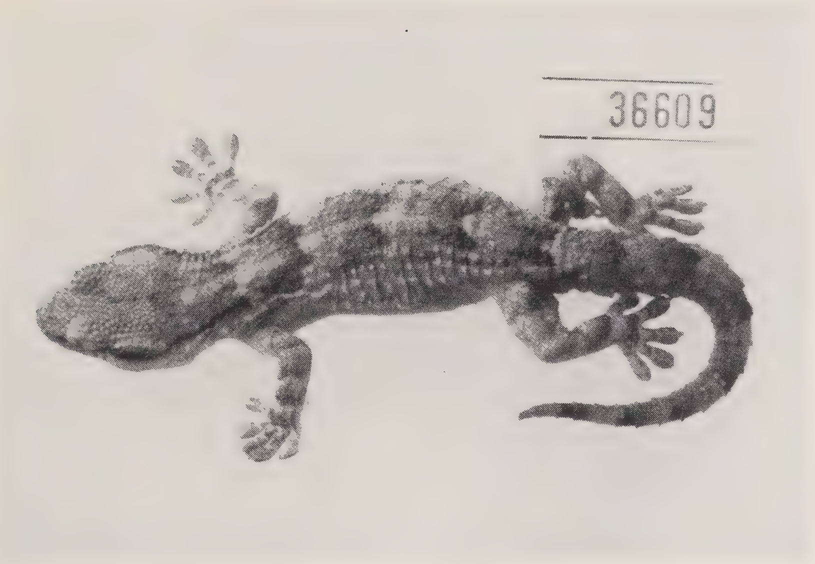


Abb. 6: *Tarentola ephippiata hoggarensis*, Neotypus. Aufnahme Mus. Koenig (E. Schmitz).

schoben zu haben. Auch in der Zeichnung unterscheiden sich die Hoggar- und die Air-Population bereits, wie erwähnt.

Tarentola ephippiata senegambiae n. subsp.

Holotypus: ZFMK 19979 (Abb. 7), ♂, leg. U. &. J. Joger, 27. 2. 1977

Terra typica: Dakar-Yoff, Senegal

Paratypen: ZFMK 17114—124 Diattacounda, 17125 Nianing, -126—129 Mboro sur Mer, 19977—984 Dakar-Yoff; SMF 9363 Thiès; BMNH 1968/1104—1121 Boughari, 1976/2376 Messirah, -77 Pergola (insgesamt 44 Exemplare, alle aus dem westlichen und südlichen Senegal)

Diagnose: Weniger großschuppig als die anderen Unterarten (99—125 Schuppenreihen um den Körper, 14—18 Interorbitalschuppen); Tuberkel glatt oder mit schwachem Zentralkiel. Unter der 4. Zehe 17—22 Lamellen und Schuppen bis zur Zehenbasis, 15—20 davon verbreitert; 20—25 Lamellen und Schuppen bis zur Basis der 5. Zehe. Färbung und Zeichnung wie bei der Nominatform, doch Sättel selten longitudinal miteinander verschmolzen. Riesenwuchs, besonders im Süden des Verbreitungsgebietes: maximale Kopf-Rumpf-Länge 129 mm (♂), 104 mm (♀).

Beschreibung des Holotypus: Großer, kräftiger Gecko; Kopf sehr breit, mit stark aufgetriebenen Wangenregionen und stumpfer Schnauze. Gliedmaßen kurz und kräftig. Rückentuberkel groß und völlig glatt, übrige Rückenschuppen verhältnismäßig klein: 114 Schuppenreihen um die Körpermitte, 16 Längsreihen Dorsaltuberkel; 14 Interorbitalschuppen, 33 Gularschuppen, von denen zwei an das Mentale grenzen. Nasenloch vom Rostrale, 1. Supralabiale und drei (rechts vier) Nasalia umgeben, deren innere durch zwei Internasalia (ein kleines und ein großes) getrennt sind. Unter den 1. Zehen 17 bzw. 18 verbreiterte Schuppen und Lamellen, davon 15 bzw. 16 bis zur Zehenbasis; unter den 4. Zehen 21 Schuppen und Lamellen, davon 18 verbreitert; unter den 5. Zehen 24 Schuppen und Lamellen bis zur Zehenbasis. Beidseitig 10 Sublabialia, 10 bzw. 11 Supralabialia. — Körpermaße (mm): Kopf-Rumpf 102, Schwanz (teilregeneriert mit zwei erhaltenen Wirteln) 73; linkes Vorderbein 35, linkes Hinterbein 46, 4. Zehe 10.8 lang, maximal 4.1 breit. Kopf 31.8 lang, 23.0 breit, 14.5 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 13.0, Auge ∅ 5.8, Auge bis Ohröffnung 10.2. Ohröffnung senkrecht, spaltförmig, ohne Dentikulation. Schwanzbasis ∅ 14.1. — Färbung und Zeichnung: Dorsal uniform grau mit fünf reduzierten, median unterbrochenen und hell umrahmten Sattelflecken von dunkelbrauner Farbe: einer im Nacken, einer hinter den Achseln, einer in der Rückenmitte, einer vor dem Becken und einer hinter diesem. Der zweite Sattelfleck ist vollständiger als die übrigen, hat w-förmige Gestalt und schickt zwei laterale Ausläufer am ersten Sattel vorbei in Richtung auf den Augenhinterrand, wo er stark verblaßt ankommt. Kopfoberseite und Gliedmaßen ohne Zeichnung, Ventralseite weiß.

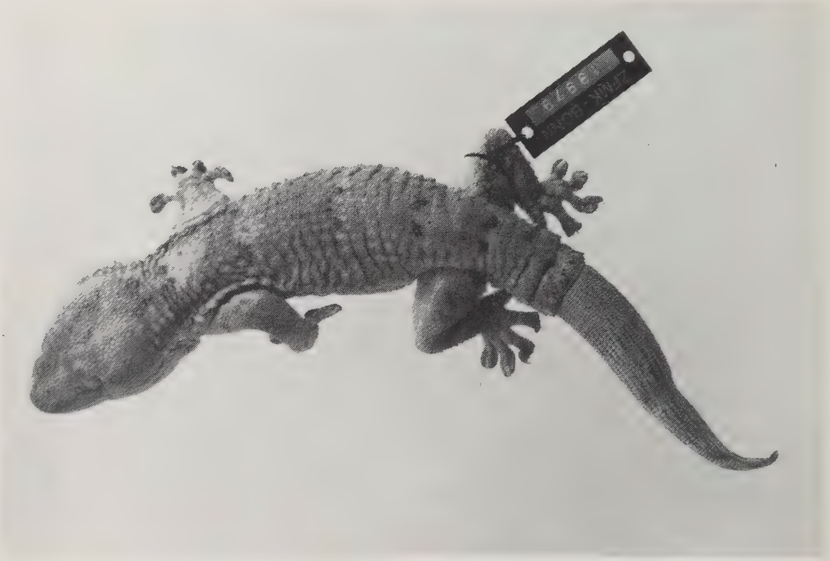


Abb. 7: *Tarentola ephippiata senegambiae* n. subsp., Holotypus. Aufnahme Mus. Koenig (E. Schmitz).

Variabilität: Im Süden des Verbreitungsgebiets treten die größten und am kontrastreichsten gefärbten Exemplare auf. Bei ihnen tritt die helle Umrahmung der Dorsalsättel oft so stark hervor, daß eine Ähnlichkeit mit den Scapularflecken von *T. annularis* besteht. Dies mag mit zu der Mißdeutung als Hybride (Grandison 1961) geführt haben. Die Populationen am Senegalfluß enthalten die Exemplare mit den niedrigsten Schuppenwerten (vgl. Tab. 4), was auf einen genetischen Einfluß von *T. e. hoggarensis* aus Mauretanien hindeutet.

Verbreitung: Im gesamten westlichen und zentralen Senegambien, ostwärts bis an den Nationalpark Niokolo-Koba heranreichend (Joger 1982 b); Guinea-Bissau (Monard 1940). Gegenüber *T. e. ephippiata* klafft eine breite Verbreitungslücke.

Bemerkung: Cissé & Karns (1979) geben etwas abweichende Pholidosewerte an. Diese beruhen möglicherweise auf einer anderen Schuppenzählmethode(?).

Derivatio nominis: Benannt nach dem Verbreitungsgebiet.

Tarentola ephippiata nikolausi n. subsp.

Holotypus: ZFMK 38431 (Abb. 8), ♂, legt G. Nikolaus, 25. 7. 1982

Terra typica: Erkowit, Nordost-Sudan

Paratypus: BMNH 97.10.28.126 Durrur (Suakin), Nordost-Sudan

Diagnose: Innenliegende Nasalia verkleinert wie bei *T. e. hoggarensis*, doch Schuppenwerte der beiden bekannten Exemplare im Bereich der Variationsbreite von *T. e. ephippiata* (Tab. 4). Ausgezeichnet durch feinziselierte, vernetzte Rückenzeichnung: Dorsolateral auf jeder Seite ein dünner dunkelbrauner Längsstreif, vom Auge bis zum Hinterbeinansatz. Mediodorsal 7 schmale, x-förmige Zeichnungselemente: eines im Nacken, je eines über Vorder- und Hinterbeinansatz, vier zwischen Vorder- und Hinterbeinansatz. Y-förmige Zeichnungselemente verbinden je zwei x-Elemente miteinander und mit dem Dorsalateralstreif, so daß ein netzartiges Muster entsteht. Der Raum zwischen den Dorsolateralstreifen ist (in Alkohol) hellbraun gefärbt, die Körperseiten sind weißlich-grau.

Beschreibung des Holotypus: Kräftig gebaut mit abgerundeter Schnauze und aufgetrieben wirkender Wangenregion. Hinteres Drittel des gestreckt wirkenden Schwanzes regeneriert (10 Wirtel erhalten). 100 Schuppen um die Körpermitte; Rückentuberkel in 16 Längsreihen, sowie einige eingestreute Zwischentuberkel; 29 Tuberkel in einer Längsreihe entlang der Vertebrallinie (zwischen den Hinterseiten der Ansätze von Vorder- und Hinterbeinen gezählt); 13 Interorbitalschuppen, 35 Gularschuppen (bis in Höhe der Ohröffnungen), zwei Gularia an das Mentale grenzend. Nasenloch von Rostrale, 1. Supralabiale und drei Nasalia umgeben; ein Internasale. Jederseits 9 Sub- und 10 Supralabialia. Unter den 1. Zehen 16 verbreiterte Schuppen und Lamellen, davon 12 bzw. 13 bis zur Zehenbasis; bis zur Basis der 4. Zehen 16 verbreiterte Schuppen und Lamellen, sowie eine weitere verbreiterte Schuppe daran anschließend; 20 bzw. 21 Schuppen und

Lamellen unter den 5. Zehen, bis zu ihrer Basis. Körpermaße (mm): Kopf-Rumpf 69.5; Schwanz (teilregeneriert) 56.5 lang, an der Basis 8.6 breit; linkes Vorderbein 24, linkes Hinterbein 31, 4. Zehe 6.5 lang, maximal 2.5 breit. Kopf 22 lang, 15.7 breit, 10.4 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 8.5, Auge ∅ 4.1, Auge bis Ohr 7.2. — Färbung und Zeichnung: Rückenzeichnung siehe Diagnose. Kopf gelblich-grau mit einzelnen dünnen Linien auf dem Hinterhaupt sowie um die Labialia herum. Kräftiger brauner Streifen als Fortsetzung der Rückenzeichnung oberhalb der Ohröffnung bis zum Auge, von diesem unterbrochen, vor dem Auge als dünne Linie auslaufend. Unregenerierter Teil des Schwanzes mit fünf deutlichen Querbinden. Ventral weiß.

Variabilität: Da das einzige weitere Exemplar völlig ausgeblichen ist, kann zur Variabilität der Rückenzeichnung keine Aussage gemacht werden. Die Schuppenwerte können Tab. 4 entnommen werden.

Verbreitung: Nur aus der nordsudanesischen Küstenregion des Roten Meeres bekannt. Angebliche, viel zitierte Exemplare von *T. ephippiata* aus Somalia (Boulenger 1895) sind in Wirklichkeit *T. annularis* (Tab. 4: Zeile „Somalia/Äthiopien").

Derivatio nominis: Benannt zu Ehren des Sammlers G. Nikolaus, dem das Museum Koenig zahlreiches Material aus dem Sudan und aus Äthiopien verdankt.

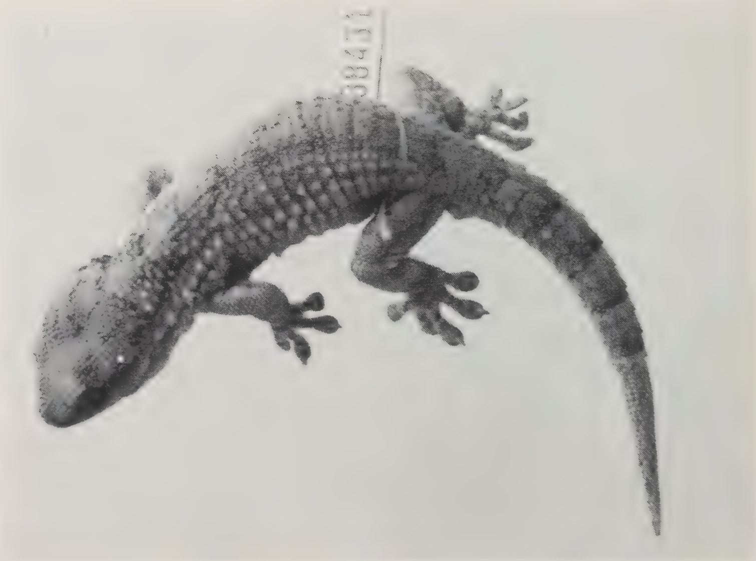


Abb. 8: *Tarentola ephippiata nikolausi* n. subsp., Holotypus. Aufnahme Mus. Koenig (E. Schmitz).

Tarentola (Sahelogecko) parvicarinata Joger, 1980

Holotypus: ZFMK 22157

Terra typica: Chutes du Félou, West-Mali

Diagnostische Merkmale: Schuppen rauh, relativ klein (103—184 um die Körpermitte, 34—54 Gularschuppen). Rückentuberkel gewöhnlich in 12, seltener in 13 oder 14 Längsreihen, mit sternförmig angeordneten Kielen. 21—25 Schuppen und Lamellen unter den 5. Zehen. Färbung bleich (hellbraun oder ockergelb im Leben, meist weißlich in Alkohol) mit zahlreichen kleinen weißen Tupfen, besonders auf den Tuberkeln, und undeutlich größeren, selten in Form von Querbändern angeordneten Flecken (Abb. bei Joger 1980). Maximale Kopf-Rumpf-Länge 97 mm (♂), 85 mm (♀). Kompletter Schwanz gewöhnlich länger als Kopf und Rumpf.

Verbreitung: Vom Mauretanischen Adrar südwärts über das Hügelland in Ostsenegal und Westmali bis nach Guinea, sowie eine isolierte Population am Mt. Loma (Sierra Leone). Eine Kette vermutlich anthropogen eingeschleppter Populationen folgt der Eisenbahnlinie Kayes—Dakar (vgl. Joger 1980).

Bemerkungen: Die natürliche Verbreitung beschränkt sich auf felsige Habitate. Eine offenbar isolierte Population, dokumentiert durch drei Exemplare aus Oualata, Südost-Mauretanien (BMNH 1961-1826—28), weist mit 24—25 Schuppen unter den 5. Zehen und fehlenden weißen Flecken in der Zeichnung Anklänge an *T. annularis relicta* auf (s. u.), entspricht aber sonst *T. parvicarinata.*

Tarentola (Sahelogecko) annularis (Geoffroy, 1809)

Lectotypus: Im Pariser Museum ist kein Exemplar als Typus etikettiert. Als Lectotypus wird deshalb designiert: MNHP 6697a, da dieses Exemplar um 1800 in Ägypten gesammelt wurde und im Habitus der Abbildung von Savigny (1809) entspricht. Das Jahr der Erstveröffentlichung der „Description de l'Egypte" ist 1809, nicht 1823, wie in allen bisherigen Arbeiten angenommen. 1823 erschien eine identische zweite Auflage, die „Edition Panckoucke", die anscheinend eine weitere Verbreitung fand als die erste.

Terra typica: Ägypten.

Diagnostische Merkmale: Sehr kleinschuppig (137—194 Schuppenreihen um die Körpermitte, 35—61 Gularschuppen); Rückentuberkel gewöhnlich in 14 (12—16) Reihen, glatt oder schwach gekielt. 14—25 Lamellen und verbreiterte Schuppen unter der 1. Zehe, 24—31 Lamellen und Schuppen unter der 5. Zehe (bis Zehenbasis).

Zwei Unterarten:

Tarentola annularis annularis (Geoffroy, 1809)

Synonymie: *Gecko savignyi* Audouin, 1809 (T. typ.: Ägypten)
Gecko aegyptiacus Cuvier, 1829 (T. typ. restr. [Loveridge 1947]: Ägypten)
Tarentola senegalensis Boulenger, 1885 (T. typ.: Gorée)

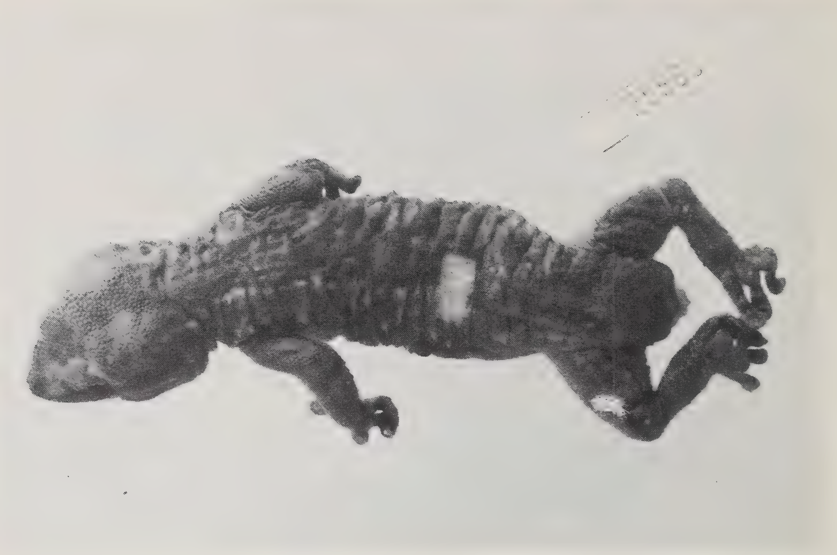


Abb. 9: *Tarentola annularis relicta* n. subsp., Holotypus. Aufnahme Mus. Koenig (E. Schmitz).

T. ephippiata, Boulenger 1895 (non O'Shaugnessy, 1875)
T. annularis quadraticauda Tornier, 1905 (T. typ.: Warabot, Somalia)

Diagnostische Merkmale: Rückentuberkel glatt, höchstens auf der Schwanzwurzel gekielt (Abb. 10). Einfarbig grau oder bräunlich, gelegentlich mit schwachen dunklen Quersätteln, aber stets mit 4 im Quadrat angeordneten weißen, dunkel gerahmten Flecken auf der Schulterregion (Abb. bei Joger 1980). Sehr großwüchsig: Maximale Kopf-Rumpf-Länge 121 mm (♂), 99 mm (♀). Schwanz gewöhnlich kürzer als Kopf + Rumpf.

Verbreitung: Disjunkte Teilareale (Abb. 5): a) Vom südwestmarokkanisch-algerischen Grenzgebiet (Tindouf: CAS 123409) über die Westsahara (Salvador & Peris 1975) nach Mauretanien, b) auf der Cap Vert-Halbinsel und den vorgelagerten Inseln (Joger 1982a), c) in Mali im Bereich des Nigerknies (Papenfuss 1969), d) in Nord-Kamerun, aber nicht im benachbarten Nigeria (Joger 1982c), e) in einigen felsigen Regionen der Zentralafrikanischen Republik und des Tschad. Zusammenhängendes Areal im nördlichen und mittleren Sudan, nördlich entlang des Nils nach Ägypten bis ins Nildelta, südlich bis Wau und Malakal, östlich, das Abessinische Hochland umgehend, über Eritrea und Djibouti bis in die Gegend von Berbera (Somalia). Weiterhin auf dem Dahlak-Archipel (Hoofien & Yaron 1964), auf der Sinai-Halbinsel (Grandison 1961), in der Oase Kufra (Libyen) und am Djebel Auenat (Dreiländereck Libyen/Ägypten/Sudan).

Bemerkungen: In West- und Zentralafrika ist die Art auf felsige Regionen beschränkt, während *T. ephippiata* im gleichen Gebiet arboricol ist. Dies erklärt zum Teil die Verbreitungsdisjunktionen. Im Sudan westlich des Nils traf ich *annularis* jedoch an Affenbrotbäumen (baobabs), während *ephippiata* dort zu fehlen scheint. Nur biogeographisch-historisch zu erklären ist das Fehlen der Art in Nigeria (vgl. Joger 1984b), wobei eine Konkurrenzsituation mit *Ptyodactylus hasselquistii* möglicherweise dazu beiträgt, die momentane Arealgrenze zu stabilisieren, welche etwa mit der Westgrenze Kameruns zusammenfällt. Die morphologisch abweichenden Populationen in der Zentralafrikanischen Republik besiedeln isolierte Felsgruppen bei Mbrès und Dékoa.

Tarentola annularis relicta n. subsp.

Holotypus: ZFMK 25963 (Abb. 9), ♂, leg. H. Rupp, 11. 1978

Terra typica: Juba, Südsudan

Paratypen: BMNH 1978.333 Nimule, USNM 42510, 131354—55 Nimule, UZMK-R 34565—66 Juba (insgesamt 6 Exemplare, alle aus dem südlichsten Sudan).

Diagnose: Von *T. a. annularis* unterscheidbar durch Fehlen der weißen Scapularflecken und durch mehrfach gekielte Schuppen und Tuberkel; von *T. parvicarinata* durch höhere Schuppenzahlen (besonders der Zehenlamellen — vgl. Tab. 4) und uniforme Färbung ohne weiß und schwarz abgesetzte Tuberkel. Häufiger als bei anderen Sahelogecko ist das Rostrale durch eine Zwischenschuppe vom Nasenloch getrennt.

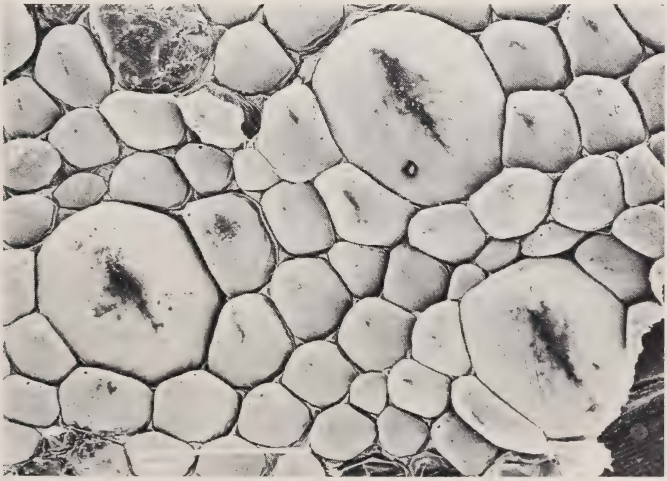


Abb. 10: Dorsalbeschuppung von *Tarentola a. annularis*, Er-Rahad (Sudan). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer Häutungsexuvie (B. Büdel).

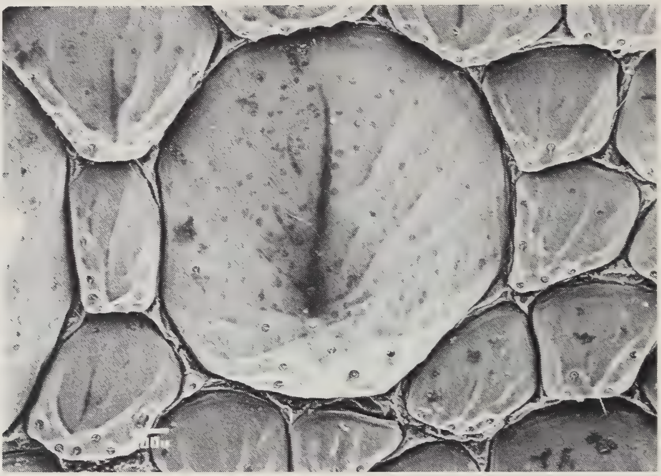


Abb. 11: Dorsaltuberkel von *Tarentola annularis relicta* n. subsp., Juba (Sudan). REM-Aufnahme einer Häutungsexuvie (B. Büdel).

Beschreibung des Holotypus: Leib und Kopf breit und flach, Wangenregion aufgetrieben erscheinend, Schnauze relativ spitz zulaufend. Schwanz fehlt. Die Rückentuberkel sind klein, rundlich, schwach mehrfach gekielt. Sie stehen in 12 bis 13 Längsreihen. Schuppen um die Körpermitte 149, Interorbitalschuppen 18, Gularschuppen 43 bis in Höhe der Ohröffnungen. Nasenlöcher von Rostrale, 1. Supralabiale und je drei Nasalia umgeben, deren innerste sich median berühren. 9 bzw. 10 Sublabialia, beiderseits 11 Supralabialia. — Körpermaße (mm): Kopf-Rumpf 92; linkes Vorderbein 32, linkes Hinterbein 38, 4. Zehe 7.3 lang, maximal 3.1 breit; Kopf 26.6 lang, 20.2 breit, 11.5 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 10.4, Auge ∅ 5.3, Auge bis Ohröffnung 8.9. Ohröffnung halbmondförmig, ohne Dentikulation. — Färbung und Zeichnung (in Alkohol): Dorsal mittelgrau mit ganz undeutlichen hellen und dunklen Flecken. Kopf mit einem dunklen, über dem dritten Labiale beginnenden und zum Auge führenden Streifen, der sich caudad des Auges ein Stück fortsetzt, aber bald verschwimmt. Oberhalb dieses Streifens, durch eine helle Fläche von ihm getrennt, ein weiterer, paarig angeordneter Streifen vom Nasenloch zum Vorderrand des Liddeckels ziehend. Ventralseite weiß.

Variabilität: Pholidose und Färbung der südsudanesischen Stücke sind sehr einheitlich; das einzelne Exemplar aus Mora (Nordkamerun) weicht in einigen Schuppenwerten ab (Tab. 4). Es wurde deshalb nicht in die Paratypenserie eingereiht. Maximale Kopf-Rumpf-Länge knapp über 100 mm (♂), bei ♀ mindestens 74 mm. Kompletter Schwanz, soweit bekannt (zwei Individuen), länger als Kopf + Rumpf.

Verbreitung: Reliktartig im äußersten Süden des Sudan (Juba, Nimule) und bei Mora (Nordwest-Kamerun).

Bemerkung: Bei Mora und Juba wurden die Tiere an Hauswänden gefangen.

Derivatio nominis: Der Name spielt auf die eingeschränkte und disjunkte Verbreitung der Form im äußersten Süden des Sudan sowie in Nordkamerun an, welche eine Deutung als Reliktform nahelegt.

Untergattung *Saharogecko*

Strauch (1895) beschrieb in der gleichen Arbeit neben *T. neglecta* noch eine andere Art, *T. angusticeps*, vom selben Fundort. Letztere sollte sich von *neglecta* durch einen schmaleren Kopf und gekielte Kopfschuppen unterscheiden. Nach den Beschreibungen und Abbildungen handelt es sich bei beiden um eindeutig dieselbe Art, wobei der Typus von *neglecta* ein ♂, der von *angusticeps* ein ♀ sein dürfte.

Eine weitere Form muß allerdings von *neglecta* unterschieden werden: Im südlichen Algerien, 80 und 360 km südlich von Ouargla, von Geyr gesammelte Exemplare (ZFMK 2132—36) unterscheiden sich von typischen *neglecta* durch kleinere Ventralschuppen, höhere Tuberkelzahlen und mehr Zehenlamellen. Da in Ouargla typische *neglecta* vorkommen und zumindest in der Zahl der Tuberkelquerreihen keine Überschneidung zwischen den beiden Populationen erfolgt, muß die südliche Population als neue Unterart abgegliedert werden. Ich schlage für sie den Namen *T. neglecta geyri* vor.

Tarentola (Saharogecko) neglecta Strauch, 1895

Eine Beschreibung der Art erübrigt sich, da sie nur eine Wiederholung der Untergattungsdiagnose wäre. Daher werden im folgenden nur die Unterarten beschrieben:

Tarentola neglecta neglecta Strauch, 1895

Synonym: *T. angusticeps* Strauch, 1895 (T. typica: Batna)

Holotypus: im Zoologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR in Leningrad (nicht untersucht).

Terra typica: Batna (Algerien)

Diagnostische Merkmale: Bauchschuppen etwas größer als die Rückenschuppen; Rückentuberkel in 22—28 Querreihen (zwischen den Hinterseiten der Beinansatzstellen gezählt). 13—15 Schuppen und Tuberkel unter der 5. Zehe, bis zur Zehenbasis. 28—39 (meist unter 36) Gularschuppen. Färbung und Zeichnung (vgl. Abb. 67 bei Joger 1984b): Grundfarbe ockergelb bis rotbraun, Zeichnung aus dünnen dunkelbraunen Linien. Typisch ist die Kopfzeichnung mit vier parallelen Linien auf der Schnauze und zwei konvergierenden Linien, die oft zu einem V verbunden sind, auf der Stirn. 6 bis 7 schmale Sattelflecken in der Rückenmitte zwischen Nacken und Sakralregion, caudal durch einen hellen Fleck abgesetzt und bei manchen Individuen dorsolateral durch Linien verbunden. Unregenerierter, vollständiger Schwanz 10—15 % länger als Kopf + Rumpf. Maximale Kopf-Rumpf-Länge 59 mm (♂), 51 mm (♀).

Verbreitung: Ob der Gecko in Batna tatsächlich vorkommt, erscheint fraglich, da Strauch seine Exemplare von einem Tierhändler erworben hatte. Alle übrigen Fundorte liegen südlich des Sahara-Atlas in der algerischen, tunesischen und westlibyschen Nordsahara. Aus Marokko scheint kein sicherer Nachweis bekannt zu sein. In der Zentralsahara wird die Nominatform durch die folgende Unterart abgelöst:

Tarentola neglecta geyri n. subsp.

Holotypus: ZFMK 2134, ♂, leg. Geyr v. Schweppenburg 14. 1. 1914

Terra typica: Gassi-Abu, 360 km südlich Ouargla, Algerien

Paratypen: ZFMK 2132 20 km S Ouargla (Hassi Djeribie), 2133, 2135—36 360 km S Ouargla (Gassi-Abu); BMNH 1912.11.9.11 zwischen El-Golea und Ft. Miribel (insgesamt 5 Exemplare, alle aus Südalgerien)

Diagnose: In Zeichnung und Proportionen der Nominatform gleich, doch Bauchschuppen etwa von gleicher Größe wie Rückenschuppen, Rückentuberkel in 30—33 Reihen, 38—40 Gularschuppen, 15—18 Lamellen und Schuppen unter den 5. Zehen.

Beschreibung des Holotypus: Sehr schlank, mit relativ breitem Kopf und abgerundeter Schnauze und dünnem, sehr langem Schwanz. Rückentuberkel sehr eng stehend, sich z. T. berührend, von dachförmiger Gestalt, mit Mittelfirst und kaum erkennbaren kleinen Nebenkielen, in 16 Längsreihen. Zählung der Tuberkel zwischen den Hinterseiten der Ansatzstellen von Vorder- und Hinterbeinen in der Rückenmitte 32. 96 Schuppen um die Körpermitte herum; 12 Interorbitalschuppen, 39 Gularschuppen (Zählung bis in Höhe der Ohröffnungen). Nasenloch vom 1. Supralabiale und drei Nasalia umgeben; eine Internasale. 8 bzw. 9 Sublabialia, 9 bzw. 10 Supralabialia. Unter den 1. Zehen jederseits 13 verbreiterte Schuppen bzw. Lamellen, davon 10 bis zur Zehenbasis; unter den 4. Zehen 13 bzw. 14 Schuppen und Lamellen bis unter Zehenbasis, alle verbreitert; 16 bzw. 17 Schuppen und Lamellen bis zur Basis der 5. Zehen. Schwanz mit 29 mit je 6 Tuberkeln besetzten Wirteln. — Körpermaße (mm): Kopf-Rumpf 58; Schwanz 71 lang, an der Basis 6.1 breit; linkes Vorderbein 22, linkes Hinterbein 27, 4. Zehe 5.5 lang, maximal 1.4 breit (Zehen nahezu gleichmäßig breit auf ihrer ganzen Länge). Kopf 17.5 lang, 11.8 breit, 8.0 hoch; Schnauzenspitze bis Augenvorderrand 6.8, Auge ∅ 3.8, Auge bis Ohröffnung 6.3. Ohröffnung senkrecht tropfenförmig, ohne Dentikel. — Färbung und Zeichnung (in Alkohol): weißlich, mit kaum erkennbaren dunklen Dorsalflecken und vier verwaschenen Längslinien auf der Schnauze.

Variabilität der Paratypen: Die Färbung ist stets sehr hell. Einige Exemplare lassen die für *T. neglecta* typische Kopf- und Rückenzeichnung erkennen. Die Variabilität der Pholidose ist gering (Tab. 3), doch stammen die Werte von nur 6 Exemplaren. Es ist daher anzunehmen, daß die Variationsbreite insgesamt größer ist. Der Holotypus ist das größte Exemplar; das größte ♀ hat eine Kopf-Rumpf-Länge von 50 mm.

Verbreitung: südalgerische Zentralsahara, vom Südwestrand des Großen Östlichen Erg bis zu den Ausläufern des Hoggar-Gebirges. Die genaue Umgrenzung des Areals ist noch unklar. Eine angebliche *neglecta* aus dem Tschad (Wake & Kluge 1965) erwies sich bei der Nachbestimmung als *T. ephippiata* (LACM 25288).

Derivatio nominis: Dem Saharaforscher Freiherr Geyr von Schweppenburg, der als Mitarbeiter von Alexander Koenig die Typusserie sammelte, soll die Unterart gewidmet sein.

Untergattung *Neotarentola*

Eine ausführliche Revision von *T. americana* unter Einbeziehung sämtlichen in den USA vorhandenen Materials hat Schwartz (1968) veröffentlicht. Er beschreibt die Populationen von den Bahamas als eigene Unterart, *T. a. warreni.* Diese Abgrenzung ist nach den angegebenen Schuppenwerten zweifellos berechtigt, doch lag mir kein Material von den Bahamas vor.

Eine andere Frage ist, ob die nun unter *T. a. americana* zusammengefaßten Geckos einer oder mehreren Formen angehören. Von *T. americana* beschrieben Gundlach & Peters (1864) eine „Varietät" *cubana*, die von Loveridge (1944) mit *americana* synonymisiert wurde, worin ihm spätere Autoren folgten (Ruibal 1957, Schwartz 1968, Lando & Williams 1969). Weder Loveridge noch die anderen Autoren untersuchten die Typusexemplare. Ich habe dies nachgeholt und die doch recht unterschiedlichen Pholidosewerte der beiden Exemplare in Tab. 5 aufgelistet.

Die meisten der 24 untersuchten Exemplare gehören eindeutig zum Typ *cubana*, vier zu *americana* und drei zeigen intermediäre Schuppenwerte. Verdächtig sind auch die ungewöhnlich hohen Standardabweichungen (Tab. 3) und die Tatsache, daß alle vier *americana* unter 70 mm Kopf-Rumpf-Länge bleiben. Wie auch Schwartz ermittelte, gibt es keine gerichtete geographische Variation innerhalb Kubas. In der Provinz Oriente kommen beide Formen zusammen vor. Die Konsequenz, *americana* und *cubana* als getrennte Arten anzuerkennen, soll hier jedoch nicht gezogen werden, da das wenige untersuchte Material dazu nicht ausreicht. Schwartz untersuchte immerhin 80 kubanische Exemplare.

Tarentola (Neotarentola) americana Gray, 1831

Die Artdiagnose kann auch hier der Untergattungsdiagnose entsprechen. Es folgen die Beschreibungen der beiden anerkannten Unterarten:

Tabelle 5: Vergleich der Typusexemplare von *T. americana* und *T. cubana* (Signaturen wie in den Pholidosetabellen).

	Tarentola americana MNHP 6700 (Typus)	*Tarentola cubana* ZMB 5107 (Typus)
Lamellen und Schuppen		
unter 1. Zehe a/b	12,12 / 15,15	15,15 / 17,18
unter 4. Zehe a/b	20,20 / 19,19	20,21 / 17,18
unter 5. Zehe insgesamt	22,22	25,26
Interorbitalschuppen	15	16
Gularschuppen	36	36
Dorsaltuberkel quer/längs	20 / 26	18,5 / 28

Tarentola americana americana Gray, 1831

Synonymie: *T. milbertii* Duméril & Bibron, 1836 (nomen substitutum)
T. a. var. *cubana* Gundlach & Peters, 1865 (T. typica restr. [Schwartz 1968]: Cabo Cruz, Oriente, Kuba)

Holotypus: MNHP 6700

Terra typica: „New York", von Schwartz (1968) auf Santiago de Cuba, Oriente Prov., Kuba, „restringiert" (gemeint offenbar: korrigiert)

Diagnostische Merkmale: 27—47 Längsreihen Ventralia, auf diese folgen 4—8 Reihen kleiner Schuppen bis zur ersten deutlichen Tuberkelreihe. Färbung und Zeichnung: beige bis braun, mit 5—7 dunkelbraunen, paarigen Flecken vom Nacken bis zur Sakralregon sowie Dorsolateralflecken, die oft miteinander zu Bändern verschmelzen (Abb. 66 bei Joger 1984b). Insgesamt ist die Zeichnung sehr variabel und besonders bei alten Tieren stark reduziert. Konstant ist jedoch eine V- oder herzförmige Figur auf der Stirn, die mit der Spitze zur Schnauze zeigt und gewöhnlich in ihrem Zentrum noch einen kurzen Längsstrich aufweist. Iris im Leben golden gefärbt. Sehr groß: maximale Kopf-Rumpf-Länge 111 mm (♂), 100 mm (♀).

Verbreitung: Kuba, Isla de Pinos, Jardines de la Reina, Archipelago de Sabana-Camarguey (Schwartz & Thomas 1975).

Tarentola americana warreni Schwartz, 1968

Holotypus: USNM 160725

Terra typica: Grey's Settlement, Long Island, Bahama-Inseln

Diagnostische Merkmale: Weniger Ventralia (23—31 Längsreihen), welche direkt an die großen Rückentuberkel grenzen. Die übrigen von Schwartz angegebenen Schuppenwerte unterscheiden sich nur im Mittelwert von *T. americana.* Die Färbung ist meist grau, seltener bräunlich, mit ähnlicher Zeichnung wie die Nominatform, jedoch meist in verstreute Einzelflecken aufgelöst. Die Dreiecksfigur fehlt der Kopfzeichnung oder ist stark reduziert. Kleiner als die Nominatform:

Maximale Kopf-Rumpf-Länge 92mm (♂), 88 mm (♀).

Verbreitung: Bahama-Inseln Eleutera, Andros, Long Island, Ragged Islands, Exuma Cays (Schwartz & Thomas 1975, Schwartz et al. 1978).

Danksagung

Ich danke zahlreichen, an anderem Ort (Joger 1984b) namentlich genannten Kollegen für das Ausleihen von Material bzw. die Einsicht in ihre Sammlungen. Dank schulde ich weiterhin G. Nikolaus für die Überlassung des Holotypus von *Tarentola ephippiata nikolausi*, meinen Bonner Kollegen W. Bischoff und W. Böhme für Tips und Anregungen, P. Heimes, W. Nentwig und meiner Frau Julie für ihre Hilfe beim Fang von Geckos in Afrika, sowie dem Deutschen Akademischen Austauschdienst und Prof. E. v. Lehmann für die Finanzierung von Forschungsreisen.

Zusammenfassung

Innerhalb der Gattung *Tarentola* können folgende taxonomische Untereinheiten diagnostiziert werden:

1) Untergattung *Tarentola*:

Tarentola m. mauritanica (Linnaeus) aus Südeuropa und den mediterranen Teilen des Maghreb,
T. m. fascicularis (Daudin) aus den Küstenregionen Ägyptens, Libyens und aus Südtunesien (revalidiertes Synonym),
T. m. juliae n. subsp. aus Südwestmarokko,
T. boehmei n. sp. aus dem Dra-Tal und umliegenden Gebieten Südmarokkos,
T. deserti Boulenger aus der algerischen und marokkanischen Nordsahara,
T. angustimentalis Steindachner von den Ostinseln der Kanaren.

Die beiden letztgenannten Taxa werden in den Artstatus erhoben.

2) Untergattung *Sahelogecko*:

T. e. ephippiata O'Shaugnessy aus dem zentralen Westafrika,
T. e. hoggarensis Werner aus Gunsträumen der südlichen Sahara,
T. e. senegambiae n. subsp. aus Senegambien und Guinea-Bissau,
T. e. nikolausi n. subsp. vom sudanesischen Küstengebiet des Roten Meeres,
T. parvicarinata Joger aus West-Mali und den umliegenden Ländern,
T. a. annularis (Geoffroy) aus weiten Teilen des nördlichen West-, Zentral- und Ostafrikas,
T. a. relicta n. subsp. aus dem südlichsten Sudan und aus Mora (Nordwest-Kamerun).

T. senegalensis und *T. annularis quadraticauda* werden mit *T. a. annularis synonymisiert.*

3) Untergattung Saharogecko:

T. n. neglecta Strauch aus der mittleren Nordsahara,
T. n. geyri n. subsp. aus der algerischen Zentralsahara.

4) Untergattung *Neotarentola*:

T. a. americana Gray von der Insel Kuba,
T. a. warreni Schwartz von den Bahama-Inseln.

5) Untergattung *Makariogecko* von den Makaronesischen Archipeln, deren Taxonomie bereits an anderer Stelle publiziert wurde (Joger 1984a, Joger & Bischoff 1983).

Für *T. annularis* wird ein Lectotypus designiert, für *T. ephippiata hoggarensis* und *T. mauritanica fascicularis* werden Neotypen beschrieben.

Summary

The genus *Tarentola* can be subdivided into the following taxonomic entities:

1) Subgenus *Tarentola*:

Tarentola m. mauritanica (L.) from southern Europe and the Mediterranean parts of the Maghreb countries,
T. m. fascicularis (Daudin) from the coastal areas of Egypt, Libya and from southern Tunisia (revalidated synonym),
T. m. juliae n. subsp. from south west Morocco,
T. boehmei n. sp. from Dra Valley and surrounding areas of southern Morocco,
T. deserti Boulenger from the Algerian and Moroccan parts of the northern Sahara,
T. angustimentalis Steindachner from the eastern Canary Islands.

The two taxa listed last are raised to species status.

2) Subgenus *Sahelogecko*:

T. e. ephippiata O'Shaugnessy from central West Africa,
T. e. hoggarensis Werner from refugial areas of the southern Sahara,
T. e. senegambiae n. subsp. from Senegambia and Guinea-Bissau,
T. e. nikolausi n. subsp. from the Sudanese coastal area of the Red Sea,
T. parvicarinata Joger from western Mali and the surrounding countries,
T. a. annularis (Geoffroy) from large parts of northern West, Central and East Africa,
T. a. relicta n. subsp. from the southernmost Sudan and from Mora (northwest Cameroon).

T. senegalensis and *T. annularis quadraticauda* are synonymized with *T. a. annularis.*

3) Subgenus *Saharogecko*:

T. n. neglecta Strauch from the central northern Sahara,
T. n. geyri n. subsp. from the Algerian central Sahara.

4) Subgenus *Neotarentola*:

T. a. americana Gray from the island of Cuba,
T. a. warreni Schwartz from the Bahama Islands.

5) Subgenus *Makariogecko* from the Makaronesian archipelagos, the taxonomy of which was already published elsewhere (Joger 1984a, Joger & Bischoff 1983).

A lectotype is designated for *T. annularis*, neotypes are described for *T. ephippiata hoggarensis* and for *T. mauritanica fascicularis.*

Literatur

Anderson, J. (1898): Zoology of Egypt. Vol. 1: Reptilia and Batrachia. — London.

Böhme, W. (1975): Zur Herpetofaunistik Kameruns, mit Beschreibung eines neuen Scinciden. — Bonn. zool. Beitr. 26: 2—48.

Bons, J. (1959): Les lacertiliens du sud ouest marocain. — Trav. Inst. scient. chérif. Zool. 18: 1—130.

Boulenger, G.A. (1891): Catalogue of the reptiles and batrachians of Barbary (Morocco, Algeria, Tunisia), based chiefly on the notes and collections made in 1880—1884

by M. Fernand Lataste. — Trans. zool. Soc. London 13: 93—164.

— (1895): On the reptiles and batrachians obtained by Mr. E. Lort-Phillips in Somaliland. — Ann. Mag. nat. Hist. (6) 16: 165—169.

Castello, J.A., & M.J.J. Gil Rivas (1980): Propuesta de un predator para la destruccion de la vinchuca: La salamanquesa commun (*Tarentola mauritanica*). — Medicina (Buenos Aires) 40: 673—677.

Cissé, M., & D.R. Karns (1979): Les Sauriens du Sénégal. — Bull. Inst. fond. Afr. noire (Sér. A) 40 (1): 145—211.

Cyrén, O. (1935): Herpetologisches vom Balkan. — Bl. Aquar.- Terrar.kde 46: 128—131.

Daudin, F.M. (1802): Histoire naturelle, générale et particulière, des Reptiles, IV. — Paris.

Doumergue, F. (1899): Essai sur la faune erpétologique de l'Oranie. — Bull. Soc. Géogr. Archéol. Oran 19: 501—532.

Dunger, G.T. (1969): The lizards and snakes of Nigeria. IV. The geckos of Nigeria. — Nigerian Field 33: 18—47.

Geoffroy Sainte-Hillaire, E. (1809): Description des Reptiles qui se trouvent en Egypte. — In: Savigny, J.C. (ed.): Description de l'Egypte, ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'armée française (1798—1801), I: Histoire naturelle, 115—184. Paris.

Grandison, A.G.C. (1961): Preliminary notes on the taxonomy of *Tarentola annularis* and *T. ephippiata* (Sauria: Gekkonidae). — Zool. Mededel. 38 (1): 1—17.

Gray, J.E. (1831): Synopsis of the species of the class Reptilia. — In: Griffith, E. (ed.): The animal kingdom arranged in conformity with its organization by the Baron Cuvier, 1—110. London.

Grenot, C. (1972): Place des reptiles dans l'écosystème du désert pierreux, au Sahara occidental. — Bull. Naturalistes orléanais (Sér. 3) 5: 25—48.

Gundlach, J., & W. Peters (1864): Über neue Säugethiere, Amphibien und Fische. — Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1864: 381—399.

Hoofien, J.H., & Z. Yaron (1964): A collection of reptiles from the Dahlak Archipelago (Red Sea). — Bull. Sea Fish. Res. Stat. Haifa 35: 35—40.

Joger, U. (1980): Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. — Amph.—Rept. 1 (2): 137—147.

— (1982a): Recherches scientifiques dans les Parcs nationaux du Sénégal, XIII. Premières recherches sur l'herpétofaune du Parc national des Iles de la Madeleine. — Mém. Inst. fond. Afr. noire 92: 171—175.

— (1982b): Recherches scientifiques dans les Parcs nationaux du Sénégal, XIV. Quatre lézards nouveaux pour la faune du Parc national du Niokolo-Koba. — Mém. Inst. fond. Afr. noire 92: 176—183.

— (1982c): Zur Herpetofaunistik Kameruns (II). — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 313—342.

— (1984a): Die makaronesische Radiation der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (im Druck).

— (1984b): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. (Anat.) (im Druck).

— & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34 (4): 459—468.

Kraus, O. (1970): Internationale Regeln für die zoologische Nomenklatur. 2. Aufl., Frankfurt (Kramer).

Lando, R., & E.E. Williams (1969): Notes on the herpetology of the US Naval Base at Guantanamo Bay, Cuba. — Uitg. naturw. studking Suriname 31: 159—201.

Loveridge, A. (1944): Certain American geckos of the genus *Tarentola*. — Copeia 1944 (1): 18—20.

— (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool. (Cambridge/Mass.) 98 (1): 1—469.

Monard, A. (1940): Résultats de la mission scientifique du Dr. Monard en Guinée portugaise 1937—1938, VIII. Reptiles. — Arqu. Mus. Bocage (Lisboa) 8: 1—154.

Olderogge, D.A., & I.I. Potechin (1961): Die Völker Afrikas, Bd. I. — Berlin (Deutscher Verlag der Wissenschaften).

O'Shaugnessy, A.W.E. (1875): Descriptions of new species of Geckotidae in the British-Museum collection. — Ann. Mag. nat. Hist. (4) 16: 262—266.

Papenfuss, T.J. (1969): Preliminary analysis of the reptiles of arid central West Africa. — Wasmann J. Biol. 27: 249—325.

Pasteur, G. (1959): Note préliminaire sur les tarentes de l'ouest africain (Sauriens, Gekkonidés). — C. R. Soc. Sc. nat. phys. Maroc 25 (2): 41—42.

— (1960): Les tarentes de l'Ouest africain, I. *Tarentola hoggarensis.* — Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc 40: 77—84.

— & B. Girot (1960): Les tarentes de l'Ouest africain, II. *Tarentola mauritanica.* — Bull. Soc. Sc. nat. phys. Maroc 40: 309—322.

Rieppel, O. (1981): *Tarentola mauritanica* (Linnaeus 1758) — Mauergecko. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, 119—133. Wiesbaden (Akad. Verlagsges.).

Rosén, N. (1905): List of the lizards in the Zoological Museum at Lund, with description of new species. — Ann. Mag. nat. Hist. (7) 16: 129—142.

Ruibal, R. (1957): A preliminary investigation of the ecology and taxonomy of Cuban lizards. — Am. Philos. Soc. Yearbook 1957: 256—258.

Salvador, A., & S. Peris (1975): Contribucion al estudio de la fauna herpetologica de Rio de Oro. — Bol. Estac. centr. Ecol. 4 (8): 49—60.

Schlee, D. (1971): Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip. — Aufs. Reden senckenberg. naturf. Ges. 20: 1—62.

Schwartz, A. (1968): Geographic variation in the New World gekkonid lizard *Tarentola americana* Gray. — Proc. biol. Soc. Washington 81: 123—142.

— & R. Thomas (1975): A check-list of West Indian Amphibians and Reptiles. — Spec. Publ. Carnegie Mus. nat. Hist. 1: 1—216.

— , R. Thomas & L.D. Ober (1978): First supplement to the check-list of West Indian Amphibians and Reptiles. — Spec. Publ. Carnegie Mus. nat. Hist. 5: 1—37.

Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. naturhist. Hofmus. 6 (3): 287—306.

Strauch, A. (1895): Bemerkungen über die Gekkoniden-Sammlung im Zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. — Mém. Acad. Imp. Sc. St.-Pétersbourg (Sér. VII) 35 (2): 1—72.

Tornier, G. (1905): Schildkröten und Eidechsen aus Nordost-Afrika und Arabien. — Zool. Jb. (Syst.) 15: 663—677.

Tunner, H.G. (1980): Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* x *Rana esculenta*). — Z. zool. Syst. Evol.-forsch. 18: 257—297.

Wake, D.B., & A.G. Kluge (1961): The Machris Expedition to Tchad, Africa. Amphibians and reptiles. — Contributions in Science (Los Angeles County Mus.) 40: 1—12.

Wermuth, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xanthusiidae. — Tierreich (Berlin) 80: 1—246.

Werner, F. (1937): Über Reptilien aus dem Hoggar-Gebirge. — Zool. Anz. 118: 31—35.

Anschrift des Verfassers: Dr. des. Ulrich Joger, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Systematics of the *Vipera xanthina* complex (Reptilia: Viperidae)
II. An overlooked viper within the *xanthina* species-group in Iran

by

GÖRAN NILSON and CLAES ANDRÉN

University of Göteborg, Department of Zoology

History

During an expedition in 1846 to lake Urmia in the Persian province Azarbaijan, Wagner collected a viper which Berthold (1850) classified as *Vipera aspis* Merr. (Varietas *V. ocellata*, Latr.) in Wagner's "Reise nach Kolchis", a small travel book published in 1850. The species is listed in the paper by Berthold in the paragraph „Von der Armenisch-Persischen Grenze", but without precise locality. A short description is given which states 150 ventrals and 23 subcaudal pairs.

This specimen is discussed by Strauch in his "Synopsis der Viperiden" (1869) and "Die Schlangen des Russischen Reiches" (1873) and he included it in *Vipera xanthina* (sensu lato). The specimens of *V. xanthina* (= *V. raddei*) available to Strauch had a much higher ventral count (170—176) and subcaudal count (27—32) which is typical for the Armenian *V. raddei*. Strauch was of the opinion that the Wagner specimen represented the lower border of these characteristics and thus verifying the great variation in morphology in his *V. xanthina*.

While reviewing the literature and examining specimens within the *V. xanthina* complex it became evident that this Wagner specimen did not, according to the data given by Berthold, fit in with the currently recognized taxa of this group in this area. The number of ventrals mentioned is lower than is found in the *V. raddei* species-group and a similar low number of subcaudals (23) is only found in *V. bornmuelleri* from Lebanon and Syria.

For our current study of this group it became important to examine the Wagner specimen if it still was available. All Wagner and Berthold material was stored in Goettinger Museum (Strauch 1869) until recently when it was moved to and incorporated in Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig in Bonn (Böhme, in litt.). Due to kind help from Dr. Böhme the Wagner specimen was found hidden under the name *Vipera lebetina*. In the old hand written collecting-catalogue from Goettingen the specimen is listed under the name

"*Vipera aspis*, Urmia, M. Wagner, 1846". This was later changed to "*V. xanthina*, nach Strauch", and still later someone crossed the word *xanthina* and replaced it with *lebetina*. Because of this the specimen was hidden during a first request of available material of the *xanthina—raddei* taxa in the Bonn Museum. Thanks to Dr. Böhme this specimen (now ZFMK 32495) was finally recognized and sent to us on loan.

This Wagner viper described by Berthold 1850 as *Vipera Aspis* Merr. (Varietas *V. ocellata*, Latr.), has a pattern which is similar to that found in *Vipera aspis hugyi*. The name *Vipera ocellata* was originally given by Latreille 1802, for a strongly spotted French *Vipera a. aspis*. The name has meanwhile also been applied in the Calabrian/Sicilian *V. aspis hugyi* (e. g. Reuss 1930) which is characterized by marked dorsal pattern along the back. Berthold actually did refer it to Latreille's *ocellata* and not as a new subspecies of *V. aspis* as Strauch (1869, 1873) and Nikolski (1905, 1964) claimed. Berthold was obviously of the opinion that he had found a specimen of the *ocellata* variety of *V. aspis* due to similarity in pattern.

This Urmian ocellated viper was incorrectly referred to as a junior synonym of *Vipera xanthina* (Strauch 1869, 1873) and as a senior synonym for *V. raddei* (Nikolski 1905, 1964) as *V. aspis ocellata* Berthold (non Latreille) and has as such currently been treated as verification for the occurrence of *V. raddei* in the region of lake Urmia in Iran (e. g. Bedriaga, 1880; Boulenger, 1896; Schwarz, 1936). *Vipera raddei* does as well occur in that region (1984, in press) but no published reports based on real *raddei* specimens have appeared so far. The Urmia viper does actually not at all belong to the *raddei* species-group (*raddei*, *latifii* and a new west Iranian viper [Nilson & Andrén, in press]) but to the *xanthina* species-group (*xanthina*, *bornmuelleri*). The Urmia viper lacks a complete circumocular ring, has only one canthal on each side, lacks angled raised supraocular plates and has a non-inverted "ocellated" pattern which easily can be derived from the female *xanthina* and *bornmuelleri* patterns.

The origin of the Wagner viper from the vicinity of the Urmia lake, at the „Persisch-Armenischen Grenze" is clearly verified by the presence of the actual specimen in the old Wagner collection, as well as by its history in literature. The peculiar morphology of the specimen as noted by Berthold, is also mainly verified by the specimen at hand. Thus the occurrence of such vipers somewhere in the vicinity of lake Urmia must certainly be the case.

Taxonomic conclusion

The systematics of the advanced vipers of the Middle East, here referred to as the *Vipera xanthina* complex, is in its present form inaccurate or incomplete as it still does not allow all local populations to fit in with currently recognized taxa. The *Vipera raddei* species-group is probably sympatric with the Wagner viper as this group is distributed in most parts of northwestern Iran, including province Azarbaijan. However, this is a clearly monophyletic group characterized by a series of derived characters which well separates it from other species of advanced vipers in the Middle East. Morphological characters unique for this group are a complete inner circumocular ring which separates eye from the raised and angled supraocular plate and two or more canthal scales on each side between the supraocular and supranasal plates. In this part of Iran the *raddei* taxa are also characterized by having a reduced pattern which is inverted, i. e. light dorsal pattern on dark ground colour and a very high number of subcaudals (28–32, $\bar{x} = 29.9 \pm 0.2$ S. E. in 33 female specimens from this group [*V. raddei* s. str. in USSR and Turkey, *V.* cf. *raddei* in Iran]).

On the contrary the Wagner viper seems to be much closer, although not identical, to the *xanthina* species-group. The actual number of ventrals (161, not 150 as originally stated) agrees well with *V. xanthina*; the low number of subcaudals (23/24) agrees with *V. bornmuelleri*. The pattern is very similar to some female *V. xanthina* and female *V. bornmuelleri*. This allopatric species-group (containing *xanthina* and *bornmuelleri*) is characterized and separated from the *raddei* group by having supraocular plates in contact with eye, supraoculars not erected (can be slightly raised in some *xanthina* and *bornmuelleri* but never angular as in *raddei*), in having less than two canthals on each side and in being much stouter than the slender *raddei*. The Wagner viper agrees in all these characteristics with the *xanthina* group and can clearly be referred to this group.

Now, the collecting locality is separated widely from the other *xanthina* (western half of Turkish Anatolia) and *bornmuelleri* (Lebanon and Syria) populations and the question raises on to which taxa should this specimen be referred? Although closely related to these species it is clearly distinct from both, and the question whether it is separated on species level or not can at present not certainly be answered. However, the difference seems to be of similar category between this Wagner viper and specimens of *xanthina* or *bornmuelleri* as it is between these last two taxa. *Vipera xanthina* and *V. bornmuelleri* are also separated geographically by a rather large distance and these two taxa have currently been treated as full species in recent literature (an opinion which we share after examination of larger series of all concerned taxa).

Partly because of this and partly due to its certainly sympatric occurrence with *V. raddei*, large distance from the *V. xanthina*–*bornmuelleri* populations and because of a unique combination of characters which separates it from all presently known taxa and populations we place the Wagner viper as a new species within the *xanthina* species-group:

Vipera wagneri sp. n.

Holotype: ZFMK 23495, a juvenile female from the vicinity of lake Urmia ("Armenisch-Persische Grenze"), province Azarbaijan, N. W. Iran. Leg. Moritz Wagner 1846.

Diagnosis: A species of *Vipera* belonging to the *V. xanthina* species-group and thus lacking a complete circumocular ring and with the supraocular plates in broad contact with eye, no raised or angular supraocular plates, only one canthal on each side and having a well developed rhomboid (ocellated) dark dorsal pattern along the back on a lighter ground colour. The single female specimen at hand differs from *V. xanthina* in having more intercanthals, more first circumoculars, fewer subcaudals and only nine supralabials. It differs from *V. bornmuelleri* in having more ventrals, a single canthal on each side and fewer intersupraoculars. The dorsal pattern is similar to that found in some female *V. xanthina* and *V. bornmuelleri.*

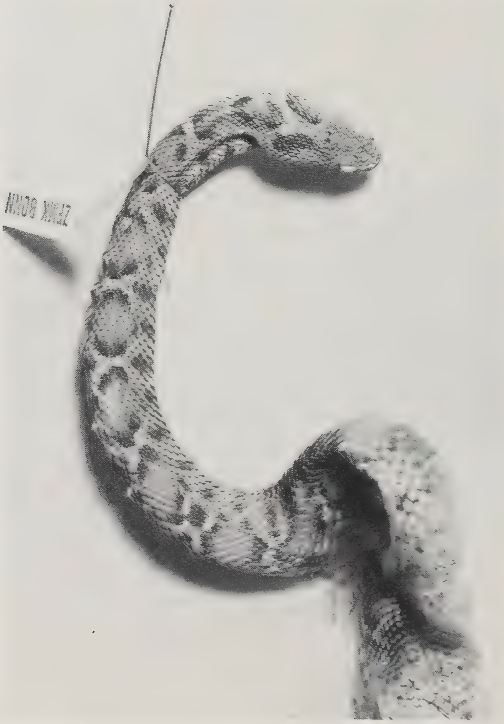


Fig. 1. Dorsal view of the holotype of *Vipera wagneri* sp. n. (ZFMK 32495). Total length 29.1 cm.

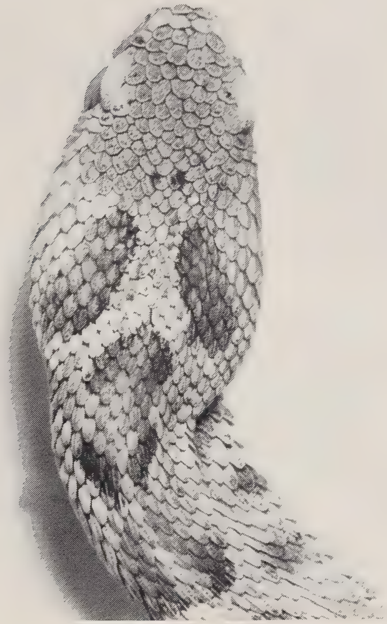


Fig. 2. Dorsal view of the head of the holotype of *Vipera wagneri* sp. n.

It differs from *V. raddei* and allied populations in Iran and from *V. latifii* in the absence of a complete circumocular ring, which in these taxa separates eye from supraocular, in having a single canthal on each side, in lacking erected supraocular plates, in a different pattern and in a much lower number of subcaudal plates. From *V. raddei* it also differs in having a lower number of ventrals.

Description of holotype: A young female with a total length of 291 mm and tail of 21 mm. Head covered by small scales except enlarged supraocular plates, which are separated from each other by six interocular scales. One canthal between supraocular and supranasal on each side and two apicals in contact with rostral. Fourteen intercanthals and 29 intersupraocular scales on upper surface of head. Supraoculars not raised and in broad contact with eye. Two subocular rows. First circumocular ring (except supraoculars) containing 15 and 14 scales on right and left side of head respectively. Second distal circumocular ring contains 14 and 16 scales on right and left side respectively. Nine supralabials on each side and 13 and 12 sublabials on right and left side respectively. Three preventrals followed by 161 ventrals and a single anal plate. Subcaudals in 24 and

23 rows on right and left side respectively. Body with 25 transverse scale rows one head length posterior of head, 23 scale rows on midbody and 17 scale rows one head length anterior to anal.

Dorsal pattern consists of yellowish brown slightly irregularly round blotches which especially at anterior and posterior ends are surrounded by a dark brown border. Ground colour greyish. Belly grey with weak darker halfmoon shaped spots. Posterior half of body faded in colour and with dermis partly loose from body. Number of dorsal blotches in pattern estimated to about 24 on body which is similar to *V. xanthina* but much lower than in the *V. raddei* species-group. Two elongated angular spots on neck and a dark narrow band from eye to corner of mouth. Labial areas and side of head light in colour.

Discussion: The original description given by Berthold (in Wagner, 1850) states: "Schuppen gekielt in 23 Reihen. Bauchschilder 150; Schwanz-Schildpaare 23. Körper 10 Zoll, 6 Linien; Schwanz 10 Linien lang. Oben mit gelben, braun umsäumten Netzflecken; unten grau, grünlich marmorirt; hinter Auge eine schmale lange dunkle Binde, auf jeder Seite des Hinterhaupts ein schräger breiter dunkler Strich. Kopf oben rund mit kleinen gleichartigen Schuppen, aber über Augen ein Schild." The reexamination of the specimen gives equal results in most of the characteristics mentioned by Berthold, including head, body and belly pattern, size of supraoculars, number of subcaudals, number of midbody scale rows and tail length (21 mm, compared to the original value of 10 linien = 10th part of "Zoll" = 1 inch = 25 mm). However, the number of ventrals is 161 (following the Dowling method) and not 150 as originally stated. Posterior

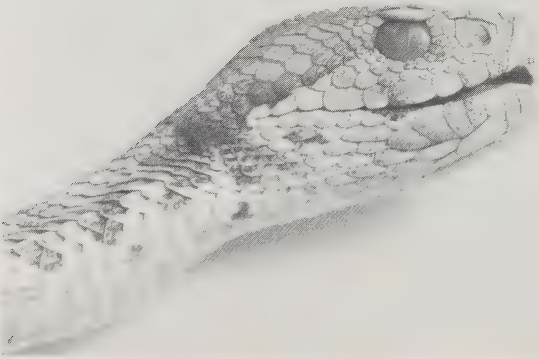


Fig. 3. Lateral view of the right side of head of the holotype of *Vipera wagneri* sp. n. — Photographs: Göteborg Natural History Museum (Håkan Berg)

half of body is in bad condition and it is not easy without a stereo microscope to count the real number of ventrals on body and this might have been the reason for the lower count made by Berthold in those days. Head and body length is 270 mm instead of about 250 mm which is equal to "10 Zoll, 6 Linien" as suggested by Berthold. Then again, the ill preserved posterior part of the body is certainly the reason for the different measurement obtained.

Vipera wagneri differs from the probably sympatric *V. raddei* (sensu lato) in having supraoculars in broad contact with eye; only one canthal scale on each side of head; in having fewer ventrals (161 compared to 165 or more in 36 female *raddei* s. lat.); fewer subcaudals (23/24 compared to 28 or more in female *raddei*); a short squarish upper preocular (very long and narrow in *raddei*) and a different pattern.

From *Vipera latifii* the new viper differs also in having supraoculars (which are not raised neither angled) in broad contact with eye; single canthal on each side of head; fewer subcaudals (23/24 compared to 27 or more in 13 female *latifii*); fewer scales in the interocular row (6 compared to 7 or more in *latifii*) and a different pattern.

From *Vipera xanthina* and related populations in western and southern Anatolia it differs in having more intercanthal scales (14, normally fewer in *xanthina*); fewer subcaudals (23/24 compared to 27 or more in 33 female *xanthina*); more scales in first circumocular ring (29 counted together on both sides, compared to 28 or less in *xanthina*) and nine supralabials on each side (usually ten in *xanthina*).

From *Vipera bornmuelleri* it differs in having fewer intersupraoculars (29 compared to 30 or more in 25 *bornmuelleri*); more ventrals (161 compared to 153 or less in 15 female *bornmuelleri*) and more first circumocular scales (29 on both sides together compared to less in 96 % of the examined *bornmuelleri*, equal in one specimen [=4 %]).

All *V. raddei* and *V. latifii* have raised and angular supraoculars which are separated from the eye by granular scales. This gives an apperance of a "horned" head in these taxa. Also *V. xanthina* and *V. bornmuelleri* have these slightly raised supraoculars giving the impression of a more or less raised eyebrow although less pronounced than in the *raddei* group. *Vipera wagneri* totally lacks raised supraoculars and differs in this character from all other taxa within this complex. Other unique diagnostic characters for *V. wagneri* are a very slender posterior region of the head and a belly pattern consisting of irregularly dispatched islands of yellowish brown blotches and spots on a whitish grey ground colour.

Origin: It has not been possible to establish the exact position of the type locality which is given as "Urmia" and „die Armenisch-Persische Grenze". In 1846, when the snake was collected, the border between Armenia and Persia was about the same as between USSR and Iran today, which is about 80 km north of lake Urmia. Lake Urmia is a large lake of about 140 km greatest length. Due to the travel route made by Moritz Wagner in 1846 and the mentioning of both Urmia and the border it seems probable that the type locality should be somewhere close to the northern parts of the lake. There are several mountain areas just north of the lake, such as Meshow Dagh (2534 m altitude), Kuh-e Almdar (3155 m) and Kuh-e-Falahk (3125 m) and further north, closer to the USSR border there is the Quarajeh Dagh mountain ridge which has peaks of more than 3300 m altitude. Any of these areas may be the place of origin of this viper, especially as the old Persian-Armenian border has changed during history and also been situated further south than today.

Urmia is also the old name for the town Rezaiyeh on the west side of lake Urmia and it cannot be excluded that the specimen came from the western mountains more close to the Turkish border. However, Wagner never was in those regions during his journey.

Sympatric vipers: Apart from *V. raddei* s. lat. which is distributed in most adjacent areas around the lake Urmia and in many other parts of province Azarbaijan in Iran (in prep.), *Vipera lebetina obtusa* occurs in the region. Also *Vipera ursinii eriwanensis* and *Pseudocerastes persicus* cf. *persicus* are reported in literature from this region (e. g. Joger, 1984). However, all these three vipers occupy different habitats compared to what is typical for members of the *xanthina* complex. Both *Vipera lebetina* and *Pseudocerastes* are found below 1500 m altitude and inhabit much drier areas such as subdesert steppe (Joger, 1984). *Vipera ursinii* is found in high mountain steppes and meadow habitats. The members of the *V. xanthina* complex inhabit rocky areas often at higher altitudes and this is probably the habitat chosen by *V. wagneri.*

Etymology: The new species is named after its collector Moritz Wagner, who was an important naturalist traveller in the middle of the nineteenth century.

Acknowledgements

We are much obliged to Dr. Wolfgang Böhme, Bonn for loan of the old Wagner specimen of *Vipera* which is discussed in this paper.

Additional material that has been used as comparison originates from the same collection (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn) as well as from Dr. M. Latifi (Razi State Institute in Hessarak/Teheran), Frau Christine Stocker (Naturhistorisches Museum Basel), Drs. Ilya Darevsky and Nikolai L. Orlov (Zoological Institute, Academy of Sciences, Leningrad), Drs. Frans Tiedemann, Josef Eiselt and Michael Häupl (Naturhistorisches Museum Wien), Dr. W. Ronald Heyer (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution), Dr. Volker Mahnert (Museum d'Histoire Naturelle, Genève), Dr. E.N. Arnold (British Museum [Natural History] London), Dr. Sherman A. Minton (Indiana University), Dr. H. Mendelssohn (Tel-Aviv University), Börje Flärdh, Stockholm as well as the Natural History Museum in Göteborg. To all these persons and institutions we are much obliged.

Financial support for this study was given by the Swedish Natural Sciences Research Council (B—BU 1623—100, KTO: 511623100-1).

Summary

A unique specimen of *Vipera* collected in 1846 and originally included in *Vipera aspis ocellata* and later synonymized with *V. xanthina* (s. lat.) and *V. raddei* is here classified as a unique species *Vipera wagneri* sp. n. The type locality ("Urmia"), not exactly known, is in N. W. Iran where also *V. raddei* is distributed. The new species belongs to the *V. xanthina* species-group (*xanthina* in west and south central Turkish Anatolia and *bornmuelleri* in Lebanon and adjacent Syria) and is characterized by having a well developed rhomboid (ocellated) dorsal pattern, supraoculars large but not raised or angular and in broad contact with the eye, a single canthal scale, few subcaudals and some other scalation characters.

Zusammenfassung

Ein Einzelexemplar der Gattung *Vipera*, 1846 gesammelt und ursprünglich als *Vipera aspis ocellata* bezeichnet, später aber mit *V. xanthina* (s. l.) und *V. raddei* synonymisiert, wird hier als neue Art beschrieben: *Vipera wagneri* sp. n. Die Typuslokalität ("Urmia"), nicht exakt bekannt, liegt im NW-Iran, wo auch *V. raddei* vorkommt. Die neue Art gehört zur *V. xanthina*-Gruppe (*xanthina* im westlichen und südlich-zentralen Anatolien sowie *bornmuelleri* im Libanon und im angrenzenden Syrien) und ist charakterisiert durch ein gut ausgeprägtes dorsales Rhombenmuster, durch große, aber nicht aufgeworfene oder winklige Supraocularia, die breit ans Auge stoßen, durch ein einziges Canthale, wenige Subcaudalia sowie einige andere Pholidosemerkmale.

Literature

Bedriaga, J. v. (1880): Verzeichnis der Amphibien und Reptilien Vorder-Asiens. — Bull. Soc. imp. Natur. Moscou 54 (3): 22—52.

Boulenger, G.A. (1896): Catalogue of the snakes in the British Museum, Vol. III. — Trustees of the British Museum, London.

Joger, U. (1984): The venomous snakes of the Near and Middle East. — Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. 12. Reichert, Wiesbaden.

Nikolski, A.M. (1905): Herpetologia rossica. — Académie Impériale des Sciences, St.-Pétersbourg, ii + 517 p., 2 pl.

— (1964): Fauna of Russia and adjacent countries, Reptiles, Vol. 2. — Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, vi + 247 p., 64 fig., 7 pl. (Translation of work from 1916.)

Nilson, G., & C. Andrén (1984 in press): Systematics of the *Vipera xanthina* complex (Reptilia: Viperidae). I. A new Iranian viper in the *raddei* species group. — Amphibia—Reptilia.

Reuss, T. (1930): Über eine neurotoxische Otterngruppe Europas, *Mesocoronis* Reuss 1927, und über ihre Stellung unter den Solenoglyphen der Welt. — Glasn. zem Muz. Bosn. Herc. 42: 57—114.

Schwarz, E. (1936): Untersuchungen über Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern. — Behringwerke-Mitteilungen 7: 159—262, 35 pl.

Strauch, A. (1869): Synopsis der Viperiden, nebst Bemerkungen über die geographische Verbreitung dieser Giftschlangen-Familie. — Mém. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg (7) 14 (6): 1—144, 2 pl.

— (1873): Die Schlangen des Russischen Reiches, in systematischer und zoogeographischer Beziehung. — Mém. Acad. imp. Sci. St.-Pétersbourg (7) 21 (4): 1—188, 6 pl.

Wagner, M. (1850): Reise nach Kolchis und nach den Colonien jenseits des Kauskasus. Mit Beiträgen zur Völkerkunde und Naturgeschichte Transkaukasiens. — Arnoldi, Leipzig.

Authors' adress: Dr. G. Nilson and Dr. C. Andrén, University of Göteborg, Department of Zoology, Box 250 59, S-400 31 Göteborg, Sweden.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Die Ökologie von Anuren in Waldlebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau, Niederösterreich)[1]

von

MANFRED PINTAR

Institut für Zoologie der Universität für Bodenkultur, Wien

Inhalt

- Einleitung
- Gebiet und Zeitraum der Untersuchung
- Material und Methode
- Diskussion der Fangmethoden
- Die Lebensräume und ihre Besiedlung
  - Weidenau
  - Pappelau
  - Pappelau in Übergang zur Harten Au
  - Harte Au
  - Schlag der Pappelau in Übergang zur Harten Au
  - Schlag der Harten Au
- Ökologie der einzelnen Arten
  - *Bombina bombina*
  - *Pelobates fuscus*
  - *Bufo bufo*
  - Braunfrösche
    - *Rana arvalis*
    - *Rana dalmatina*
    - *Rana temporaria*
    - Juvenile Braunfrösche
  - Grünfrösche
  - *Hyla arborea*
- Diskussion
- Zusammenfassung, Summary
- Literatur

---

[1] Mit Unterstützung des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt Nr. 2608.

Einleitung

Die meisten europäischen Arbeiten über Anuren beschränken sich in ihren ökologischen Aussagen auf die Laichplätze oder geben nur qualitativ über die Anurenökologie in den Sommerquartieren Auskunft. Damit erschien ein Großteil des Einflusses metamorphosierter Anuren auf ihren Lebensraum, wohl aus methodischen Schwierigkeiten heraus, bislang quantitativ nicht erfaßt. Diesem Mangel sollte in der vorliegenden Arbeit Rechnung getragen werden.

Vegetationskundliche Untersuchungen aus österreichischen Donau-Auen (Sauberer 1942, Wendelberger-Zelinka 1952, Wendelberger 1960, Wendelberger 1973) liegen reichlich vor und wurden von Margl (1972, 1973) auf dem Gebiet der forstlichen Standortskunde ergänzt. Sie boten bereits eine gute Basis für zoologisch-ökologische Untersuchungen (z. B.: Spitzenberger & Steiner 1967).

Gebiet und Zeitraum der Untersuchung

Die Studien konzentrierten sich auf Aulebensräume bei Stockerau (Niederösterreich), wo die Donau die Flyschzone des Alpenrandes durchbricht, um ins Wiener Becken einzutreten. Leider gingen 1981 gerade die ökologisch wertvollen Anfangsgesellschaften durch einen Kraftwerksbau verloren.

Die Untersuchungen erstreckten sich vom 7. 4. bis 2. 11. 1976 und vom 15. 3. bis 11. 10. 1977. Die Zeitspanne richtete sich vorwiegend nach Beginn und Ende der eigentlichen Aktivität im Sommerquartier. Lediglich im ersten Untersuchungsjahr wurde wegen zu späten Aufstellens der Fallen die erste Aktivität nach dem Ablaichen versäumt. *Rana dalmatina* war als erste Art auf dem Laichplatz zu beobachten (1976: 23. 3., 1977: 27. 2.). *Bufo bufo, Rana arvalis* und *Rana temporaria* fanden sich jeweils erst zwei Wochen später dort ein (Pintar 1984b).

Material und Methode

In der Untersuchungsperiode wurden folgende Anurenarten nachgewiesen (rechts die verwendeten Abkürzungen):

Pelobates f. fuscus Laur.	*Pf*
Bombina b. bombina Linn.	*Bob*
Bufo b. bufo Linn.	*Bb*
Hyla a. arborea Linn.	*Ha*
Rana r. ridibunda Pallas	*Rr*
Rana "esculenta"	*Re*
Rana arvalis wolterstorffi Fejerv.	*Ra*
Rana d. dalmatina Bonap.	*Rd*
Rana t. temporaria Linn.	*Rt*

Wegen Schwierigkeiten bei der Determination juveniler Braunfrösche (*R*sp juv) werden diese im weiteren Verlauf zusammenfassend behandelt.

Barberfallen: Als Fangbehälter dienten eingegrabene Plastikkübel (Öffnungsdurchmesser: 25 cm, Höhe: 27 cm), die bis auf eine Höhe von 13 cm mit Wasser gefüllt wurden.

Um die Fangfähigkeit zu erhöhen, wurden Plastikbahnen (Höhe: 50 cm, Länge: 2 m) gespannt (Abb. 1). Die Fänge wurden auf Falleinheiten (1 FE = Einsatz einer Falle pro 24 Stunden) bezogen und die relative Abundanz nach der bei Balogh (1958) üblichen Formel berechnet.

Linientaxierung: Die Kontrollroute entlang der Fallen wurde bei annähernd konstanter Geschwindigkeit unter Zuhilfenahme eines Schrittzählers begangen und jeder Froschlurch innerhalb eines Streifens von 1−2 m Breite gefangen. Wegen der Schwierigkeit einer exakten Schätzung der Streifenbreite wurde auf eine Umrechnung der gefangenen Tiere auf eine Fläche verzichtet. Die relative Abundanz gibt daher die Anzahl der auf einer Strecke von einem Kilometer Länge gefangenen Tiere an.

Heusser (1968) befuhr bei nächtlichen Sommerquartierkontrollen Waldwege mit einem Auto, um bei Abblendlicht die Kröten zu zählen und zu protokollieren. Änliches versuchte ich mit einem Fahrrad und einer starken Taschenlampe. Ich befuhr Forstwege und erhielt so weitere Daten über die Anurenbesiedlung angrenzender Standorte, wobei die Arten *Pelobates fuscus* und *Bufo bufo* bevorzugt erbeutet wurden.

Die erbeuteten Tiere wurden bestimmt, vermessen, gewogen und mit einer Markierung versehen (Pintar 1982) an ihren Fangorten wieder freigelassen.

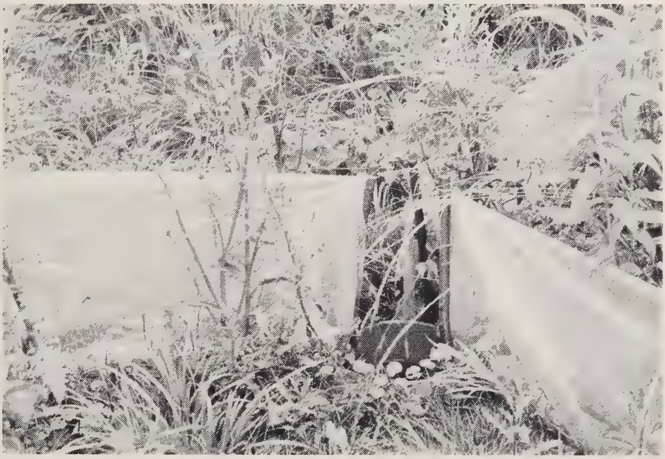


Abb. 1: Wassergefüllte Barberfalle mit drei reusenflügelartig angeordneten Plastikbahnen. Bei genauer Betrachtung ist der Wasserstand in der Falle sichtbar. (Foto: M. Pintar, April 1976.)

Diskussion der Fangmethoden

Barberfallen des beschriebenen Typus wurden für das Studium der Laichplatzökologie (Koskela 1973, Koskela & Pasanen 1974, Gibbons & Bennet 1974, Blab 1978, Stöcklein 1980) sowie bei Amphibienschutzanlagen (Meisterhans & Heusser 1970, Grossenbacher 1981) eingesetzt. Für längerfristige quantitative Untersuchungen in den Sommerquartieren wurden solche Barberfallen meines Wissens nicht verwendet.

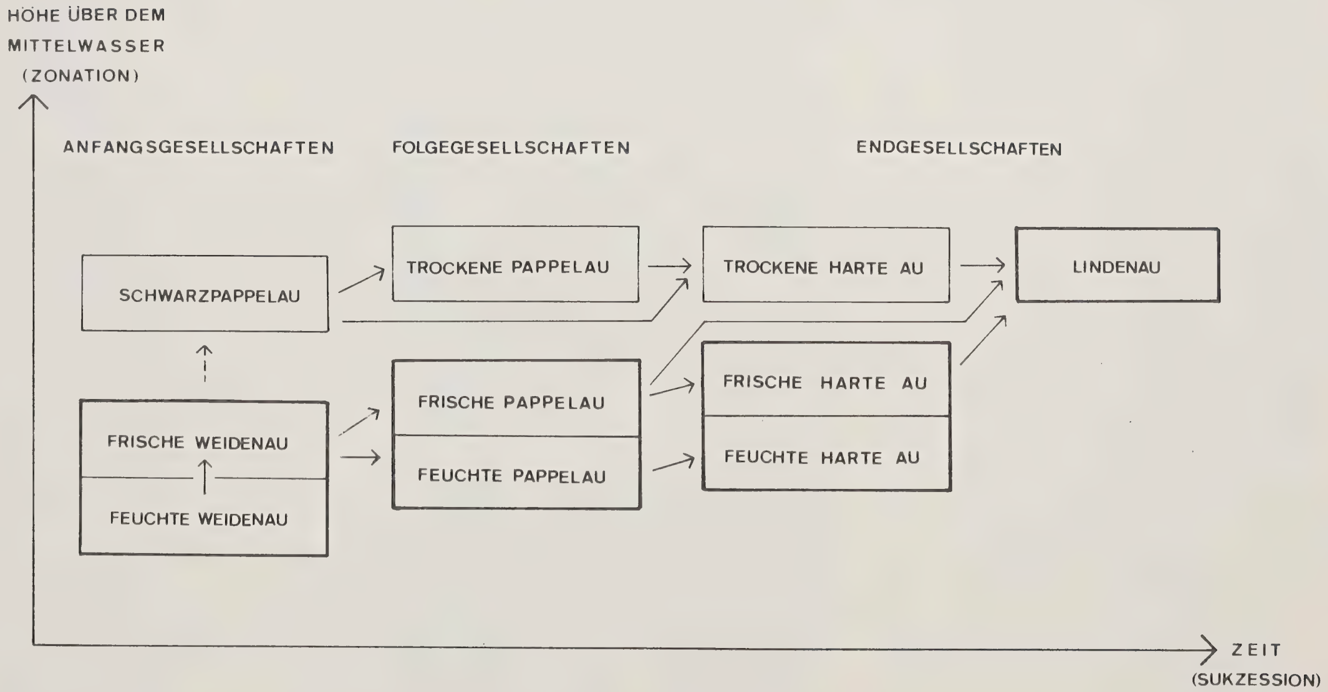

HÖHE ÜBER DEM
MITTELWASSER
(ZONATION)
ANFANGSGESELLSCHAFTEN
FOLGEGESELLSCHAFTEN
ENDGESELLSCHAFTEN
SCHWARZPAPPELAU
FRISCHE WEIDENAU
FEUCHTE WEIDENAU
TROCKENE PAPPELAU
FRISCHE PAPPELAU
FEUCHTE PAPPELAU
TROCKENE HARTE AU
FRISCHE HARTE AU
FEUCHTE HARTE AU
LINDENAU
ZEIT
(SUKZESSION)

Abb. 2: Sukzession von Auwaldstandorten nach Margl (1972), vereinfacht. Sonderstandorte fehlten im Untersuchungsgebiet und sind nicht berücksichtigt. Stark umrahmte Standorte wurden untersucht.

Der beschriebene Fallentyp erwies sich für derartige Erhebungen als optimal, da Anuren aller Arten und Größenklassen ohne große Beeinflussung der Population (Lebendfang) studiert werden können.

Bei Entkommversuchen wurden 182 Anuren aller Arten und Größenklassen allein oder höchstens zu dritt zwei Tage lang in den Fallen belassen. Es entkam lediglich ein adulter *Rana dalmatina*, der sich mit zwei *Bufo bufo*-Weibchen im Fangbehälter befunden hatte. Somit muß nur bei gleichzeitiger Anwesenheit mehrerer großer Tiere mit einem gelegentlichen Entkommen gerechnet werden. *Hyla arborea* kann allerdings leicht entkommen. Bei *Bombina* besteht der Verdacht, daß die Tiere die Fangbehälter, die den Charakter von Aufenthaltsplätzen hatten (Heusser 1956, 1961; Feldmann 1975), aktiv aufsuchten. Wiederfänge derselben Individuen an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen erhärteten diesen Verdacht.

Die Linientaxierung zu Fuß stellt eine brauchbare Methode für die Erhebung ergänzender Daten dar und war außerdem gut mit der oben beschriebenen Methode zu kombinieren. Allerdings bevorzugt sie die Gattung *Rana* im Vergleich zu *Bufo bufo* und *Pelobates fuscus*, wobei ein auffälligeres Fluchtverhalten der Braunfrösche und die vorwiegend nächtliche Lebensweise der Erd- und Knoblauchkröte entscheidende Gründe sein dürften. Mit der Linientaxierung zu Rad lassen sich Studien stichprobenartig auf größere Areale ausdehnen. Da die Aktivität und damit die Fangzahlen stark vom Wetter abhängig sind (Bellis 1962, Dole 1965, Dumas 1966, Heusser 1968, Koskela 1973, Koskela & Pasanen 1974, Geisselmann et al. 1971), sollten sich die Fänge über längere Zeiträume erstrecken und möglichst verschiedene Wetterlagen berücksichtigt werden. Eine Zuordnung der Fangergebnisse zu standardisierten Wetterlagen ist von großem Vorteil, obwohl diese Standardisierung problemhaft ist (Pintar 1984a).

Die Lebensräume und ihre Besiedlung

Bei der Auswahl der Probeflächen wurde versucht, sämtliche nach Margl (1972, 1973) definierte Auwaldstandorte zu erfassen (Abb. 2). Großer Wert wurde auch auf die Zustandsform (forstliche Nutzung, Bestandesalter, Bestockung etc.) gelegt, wobei danach getrachtet wurde, möglichst naturnahe Altbestände auszuwählen. Zusätzlich sollte auch der Einfluß von Kahlschlag auf die Anurenbesiedlung untersucht werden. Da die für alle Bestände existierenden pflanzensoziologisch und standortkundlich ausgerichteten Vegetationsaufnahmen (Pintar 1979) zu platzaufwendig wären, wird im folgenden versucht, die Probeflächen in noch vertretbarer Kürze zu charakterisieren.

Weidenau

Der 5 ha große Hochwald lag zwischen einem Seitenarm der Donau und dem Strom selbst und war ca. 30 Jahre alt. Er zerfiel in zwei Untereinheiten: in die in einer Senke liegende Feuchte Weidenau und die auf einem Rücken gelegene Frische Weidenau.²)

---

²) Die beiden Standortsvarianten aller betroffenen Bestände wurden vorerst getrennt ausgewertet. Da sich nach Prüfung mittels λ-Test keine signifikanten Unterschiede in der Anurenbesiedlung der Untereinheiten je Standort ergaben, schien es gerechtfertigt, sie zusammenzufassen.

Tabelle 1: Abundanzwerte (Ab) von Anuren in Auwaldbeständen. Ausgewertet sind die Fänge der Barberfallen und der Linientaxierung zu Fuß (Zahlen in Klammer) des Jahres 1976. FE = Falleneinheiten, km = bei Linientaxierung zurückgelegte Gesamtstrecke.

		Bob	*Pf*	*Bb*	*Ra*	*Rd*	*Rt*	*Rsp* juv	*Ha*	Summe	FE	km
Weidenau	n	8	6	77	17	12	13	87	—	220	816	
	Ab	1,0	0,7	9,4	2,1	1,5	1,6	10,7	—	27,1		
	n	(3)	(—)	(10)	(30)	(3)	(8)	(86)	(1)	(141)		31,3
	Ab	(0,1)	(—)	(0,3)	(1,0)	(1,0)	(0,3)	(2,8)	(0,03)	(4,5)		
Pappelau/Harte Au	n	6	2	83	4	4	1	40	—	140	1150	
	Ab	0,5	0,2	7,2	0,4	0,4	0,1	3,5	—	12,2		
Schlag	n	12	13	22	3	3	—	5	—	58	1150	
Pappelau/Harte Au	Ab	1,0	1,1	1,9	0,3	0,3	—	0,4	—	5,0		
Harte Au	n	24	7	159	11	46	—	67	—	314	2100	
	Ab	1,1	0,3	7,6	0,5	2,2	—	3,2	—	15,0		
	n	(5)	(—)	(7)	(4)	(22)	(—)	(30)	(1)	(69)		69,9
	Ab	(0,07)	(—)	(0,1)	(0,06)	(0,3)	(—)	(0,4)	(0,01)	(1,0)		

Tabelle 2: Abundanzwerte (Ab) von Anuren in Auwaldbeständen. Ausgewertet sind die Fänge der Barberfallen und der Linientaxierung zu Fuß (Zahlen in Klammer) des Jahres 1977. FE = Falleneinheiten, km = bei Linientaxierung zurückgelegte Gesamtstrecke.

		Bob	*Pf*	*Bb*	*Ra*	*Rd*	*Rt*	*Rsp* juv	Summe	FE	km
Weidenau	n	18	2	122	44	14	27	106	333	1350	
	Ab	1,3	0,2	9,0	3,3	1,0	2,0	7,9	24,7		
	n	(4)	(—)	(17)	(37)	(14)	(11)	(54)	(137)		55,6
	Ab	(0,07)	(—)	(0,3)	(0,7)	(0,3)	(0,2)	(1,0)	(2,5)		
Pappelau	n	1	8	52	9	11	23	65	169	1087	
	Ab	0,1	0,7	4,8	0,8	1,0	2,1	6,0	15,6		
	n	(—)	(—)	(18)	(13)	(14)	(16)	(74)	(135)		37,6
	Ab	(—)	(—)	(0,5)	(0,4	(0,4)	(0,4)	(2,0)	(3,6)		
Harte Au	n	—	3	48	2	13	—	37	103	1660	
	Ab	—	0,2	2,9	0,1	0,8	—	2,2	6,2		
	n	(—)	(—)	(5)	(1)	(15)	(—)	(39)	(60)		43,8
	Ab	(—)	(—)	(0,1)	(0,02)	(0,3)	(—)	(0,9)	(1,4)		
Schlag	n	—	21	17	1	1	—	11	51	1834	
Harte Au	Ab	—	1,2	0,9	0,1	0,1	—	0,6	2,8		

In der Feuchten Weidenau erreichte *Salix alba* eine Deckung von 90 %, eine Strauchschicht fehlte. Die Krautschicht (Deckung: 80 %) wurde von *Myosotis palustris* und *Polygonum lapathifolium* dominiert. Außer nach Überschwemmungen war sie üppig entwickelt. Überflutungsdauer 1976: 5 Tage, 1977: 37 Tage.

In der Baumschicht der Frischen Weidenau (Deckung: 90 %) trat neben *Salix alba* auch *Prunus padus* auf. Eine Strauchschicht fehlte weitestgehend. Die bis zu 90 % deckende Krautschicht war teilweise 2 m hoch und wurde von *Galium aparine* und *Urtica dioica* bestimmt. Auch hier wurde sie 1977 durch das Hochwasser geschädigt. Überflutungsdauer 1976: 3 Tage, 1977: 8 Tage.

Die Weidenau machte einen sehr offenen und lichten Eindruck, wobei das Fehlen einer Strauchschicht dem Bestand sehr viel vom Charakter eines gut gegliederten Waldes nahm. Die üppige und schnellwüchsige Krautschicht demonstrierte die enorme Wuchsleistung dieses Standortes (Abb. 3).

Die Weidenau, welche bei Barberfallen die weitaus höchsten Abudanzwerte (1976: 27,1 %, 1977: 24,7 %) aller Bestände erreichte, erwies sich als der mit

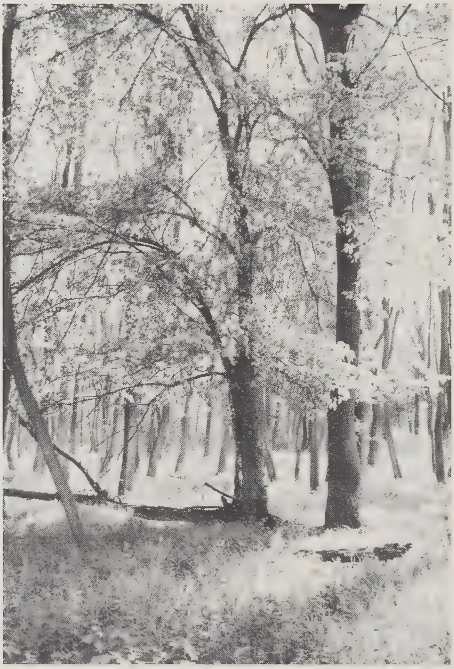


Abb. 3: Frische Weidenau: neben *Salix alba* (Hintergrund, vorne rechts), dem Charakterbaum dieses Lebensraumes, tritt auch *Prunus padus* auf (vorne links). Man beachte das Fehlen der Strauchschicht. (Foto: H.M. Steiner, Mai 1976.)

Tabelle 3: Abundanzwerte (Ab) von Anuren der in beiden Jahren zusätzlich zu den Probeflächen stichprobenartig untersuchten Bestände. Ausgewertet sind Fänge der Linientaxierung zu Rad (km = zurückgelegte Gesamtstrecke).

		Pf	*Bb*	*Rd*	*R*sp juv	Summe	km
Pappelau	n	4	35	1	—	40	8,9
	Ab	0,5	3,9	0,1	—	4,5	
Harte Au	n	3	62	6	1	72	44,2
	Ab	0,07	1,4	0,1	0,02	1,6	

Anuren am dichtesten besiedelte Waldlebensraum (siehe Tab. 1 und 2, sowie Abb. 7 und 8). Selbst die relativ häufigen Überflutungen konnten die hohe Abundanz an diesem Standort kaum vermindern. Bei allgemein hoher Dichte aller in der Weidenau erbeuteten Arten prägten die Braunfrösche mit einer Dominanz von 58,4 % im ersten und 57,3 % im zweiten Untersuchungsjahr die Anurenbesiedlung in diesem Lebensraum. Die Ergebnisse der Linientaxierung zu Fuß boten etwa dasselbe Bild (Tab. 1 und 2).

Verlandungszone: Die Weidenau war in ihrer ganzen Längserstreckung (ca. 600 m) von dem Seitenarm („Krumpen") durch eine Verlandungszone getrennt. Der ca. 15 m breite Streifen, der eine von *Rorippa amphibia* beherrschte dichte Krautschicht aufwies, war gut besiedelt, wie folgende Übersicht über die Ergebnisse der Linientaxierung zu Fuß beider Jahre (Gesamtstrecke: 20,7 km) aufweist.

	Bob	*Bb*	*Ra*	*Rd*	*R*sp juv	*Ha*	Summe
n	29	6	21	9	81	4	150
Abundanz	1,4	0,3	1,0	0,4	3,9	0,2	7,3

Lediglich fünf Wiederfänge (2 Moorfrösche und 3 juvenile Braunfrösche) zeigten, daß Tiere der Verlandungszone selten in die Weidenau wechselten und umgekehrt.

Pappelau

Der nahe der Donau gelegene 5 ha große Hochwald war etwa 30 Jahre alt und wurde als Frische Pappelau eingestuft. In der zu 80 % deckenden Baumschicht waren neben der nicht autochtonen *Populus "canadensis"* auch *Populus alba* und *Fraxinus excelsior* vertreten. Die gut entwickelte Strauchschicht (Deckung: 60 %) war von *Cornus sanguinea* und *Sambucus nigra* dominiert. Die Krautschicht mit *Aegopodium podagraria*, *Impatiens noli-tangere* und *Galium aparine* als bestimmende Elemente war mit einem Deckungswert von 90 % üppig ent-

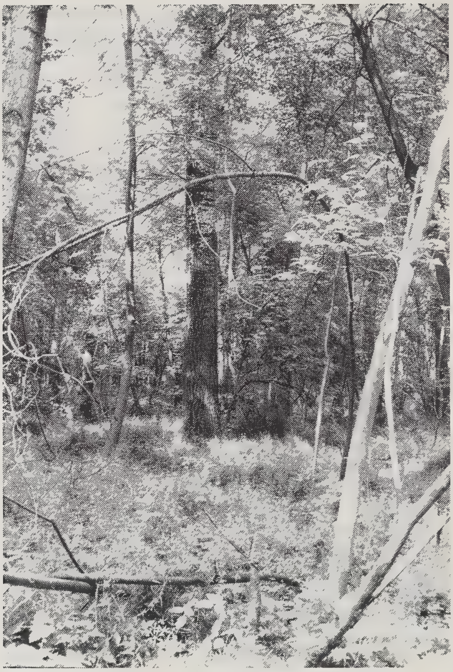


Abb. 4: Frische Pappelau: eine deutliche Gliederung in Kraut-, Strauch- und Baumschicht verdeutlicht die Sukzession zu einem ausgereifteren Stadium. In der Bildmitte der Charakterbaum der Pappelau, *Populus alba.* (Foto: M. Pintar, Juni 1977.)

wickelt. Das Hochwasser machte sich in dem Bestand noch durch Grundwasseraustritt an tieferen Stellen bemerkbar.

Die Pappelau machte den Eindruck eines wuchskräftigen Waldes, wobei die Krautschicht stark an die Weidenau erinnerte. Die Strauchschicht verlieh dem Bestand bereits den Charakter eines gut strukturierten Waldes (Abb. 4).

Anfangs- und Folgegesellschaften sind noch stark von Überflutungen sowie einem hochliegenden Grundwasserspiegel geprägt und haben daher einen wesentlich feuchteren Charakter als die kaum überfluteten Endgesellschaften. Die Wasserversorgung der trockenen Harten Au wird außer vom Niederschlag nur mehr von dem bereits tiefer liegenden Grundwasserspiegel beeinflußt.

Die Braunfrösche spielten in der Pappelau mit einer Dominanz von 63,9 % eine ebenso bedeutende Rolle wie in der Weidenau (Dominanz 1976: 54,8 %, 1977: 57,3 %). Besonders *Rana temporaria* sagte der Lebensraum sehr zu, was sich in der höchsten Abundanz (2,1 %) und Dominanz (13,6 %) innerhalb aller untersuchten Bestände ausdrückt. Die Gesamtabundanz von 15,6 % zeigt, daß die Pappelau noch gut mit Anuren besiedelt war, was auch die Daten der Linientaxierung zu Fuß bestätigten (Tab. 2).

Pappelau in Übergang zur Harten Au (Pappelau/Harte Au)

Nach dem Vegetationsbild war der ca. 40 Jahre alte und 4,5 ha große Mittelwald als Pappelau einzustufen, obwohl der Boden bereits eine Entwicklung zur Harten Au hin andeutete.

In der in einer Senke liegenden, feuchten Standortsvariante herrschte *Populus "canadensis"* in der Baumschicht (Deckung: 50 %) vor. Die schüttere Strauchschicht wurde von *Prunus padus* bestimmt. *Impatiens noli-tangere* und *Galium aparine* beherrschten die zu 70 % deckende Krautschicht.

Die frische Standortsvariante lag durch eine Böschung getrennt auf einem Rücken. Die zu 80 % deckende Baumschicht war von *Fraxinus excelsior* dominiert. Die wohl ausgebildete Strauchschicht mit *Cornus sanguinea* und *Sambucus nigra* als Hauptarten deckte 60 %. Denselben Wert erreichte die von typischen Pappelauzeigern (*Glechoma hederacea, Circea lutetiana*) geprägte Krautschicht.

Viele umgebrochene Exemplare von *Prunus padus* und *Alnus incana* ergaben allgemein den Charakter eines forstlich degradierten und lückenhaft bestockten Waldes (Abb. 5).

Die bereits ausklingende Entwicklung des Standortes zur Harten Au wurde auch durch die Anurenbesiedlung dokumentiert. Mit einer Abundanz von

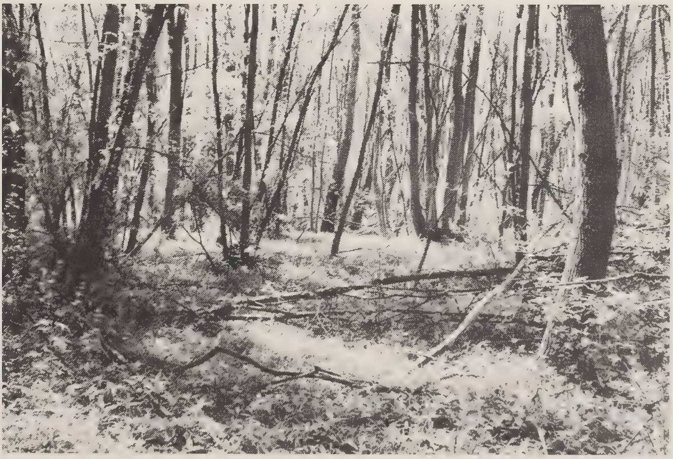


Abb. 5: Frische Pappelau in Übergang zur Harten Au: wenig große Bäume und umgebrochenes Gehölz zeigen eine gewisse forstliche Degradation an. (Foto: H.M. Steiner, Mai 1976.)

12,2 % war die Besiedlungsdichte der Pappelau/Harten Au um 14,9 % geringer als in der Weidenau. Vor allem die Erdkröte stellte mit einer Dominanz von 59,3 % das charakteristische Element der Anurenbesiedlung dieses Bestandes dar. Den Braunfröschen sagte der Lebensraum, in dem sie in den Barberfallen kaum ein Viertel der Abundanz der Weidenau erreichten, nicht besonders zu (Tab. 1).

Harte Au

Der 45 Jahre alte und 12 ha große Ausschlagwald lag am donaufernen Rand der Au und trug noch ältere *Quercus robur*- und *Carpinus betulus*-Überhälter.

Die den Bestand durchziehenden Gräben und Senken wurden einer Feuchten Harten Au zugeordnet und standen 1977 neun Tage unter Wasser. Eine vorwiegend aus *Populus alba* bestehende Baumschicht (Deckung: 50 %) und eine bis zu 90 % deckende Krautschicht mit *Rubus caesius* und *Galeopsis speciosa* prägten den Charakter. Die Strauchschicht war kaum entwickelt.

Die ausgedehnten Pultebenen wurden als Lindenau ausgewiesen, ein geringer Teil als Frische Harte Au. Sie war vor allem mit *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* bestockt, die mit den erwähnten Überhältern die Baumschicht prägten. Die zu 80 % deckende Strauchschicht wurde vorwiegend von *Cornus sanguinea* und *Corylus avellana* (Zeigerart der Harten Au) gebildet. Die gut entwickelte Krautschicht war an den wenigen lichten Stellen von *Carex alba* und *Brachypodium sylvaticum*, an schattigeren Stellen von *Aegopodium podagraria* bestimmt. Sie wies auch typische Lindenauzeiger auf (*Convallaria majalis*, *Polygonatum multiflorum*).

Der großteils lückenlose Kronenschluß ergab den Charakter eines dichten und wuchskräftigen Waldes mit einem ausgeprägten Stockwerksaufbau (Abb. 6). Lediglich die Senken waren etwas lichter.

Die Gesamtabundanz (15,0 %) bei den Barberfallen wies die Harte Au als einen relativ gut besiedelten Lebensraum aus (Tab. 1 und 2, Abb. 7 und 8). Im Vergleich zur Weidenau hatte er 1976 dennoch eine um 12,1 % geringere Abundanz. Im Jahre 1977 wurde der Lebensraum im Vergleich zur Weidenau um 18,5 % und im Vergleich zur Pappelau um 9,4 % geringer besiedelt. In den Endgesellschaften wurde damit eine geringere Besiedlungsdichte als in den Anfangs- und Folgegesellschaften nachgewiesen. Die Ergebnisse der Linientaxierung zu Fuß und zu Rad bestätigen dies (Tab. 1, 2 u. 3).

Schlag der Pappelau in Übergang zur Harten Au

Der 3,5 ha große und 3 Jahre alte Jungwald war mit *Populus "canadensis"* bestockt. Zusammen mit Stockausschlägen von *Populus nigra* und Wurzelbrut von *Populus alba* bildeten sie die bis zu 50 % deckende Strauchschicht. Er war standortmäßig mit dem etwa 200 m entfernten Altbestand der Pappelau/Harten

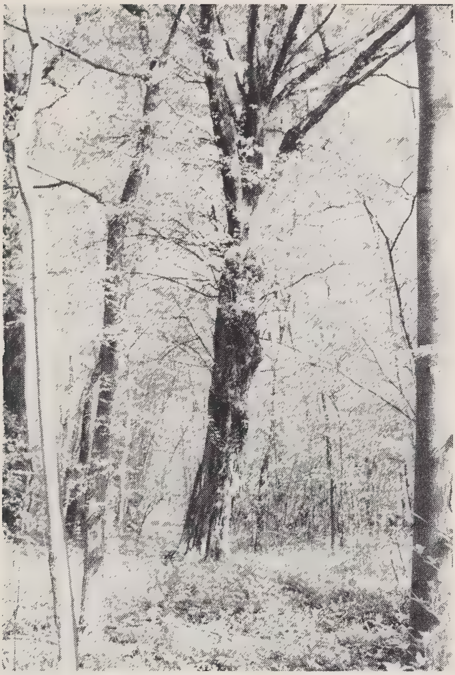


Abb. 6: Harte Au (Lindenau): eine wohl entwickelte Strauchschicht und ältere Bäume (Bildmitte: *Carpinus betulus*) ergeben den Charakter eines ausgereiften Waldes. (Foto: H.M. Steiner, Mai 1976.)

Au gut vergleichbar. Die deutlich in ihrer Wuchskraft verminderten Unterwuchspflanzen der Pappelau/Harten Au waren großteils durch typische Arten des Kahlschlages (*Cirsium arvense, Solidago serotina*) verdrängt, die bis 1,5 m Höhe erreichten. Ein Vorherrschen von *Typhoides arundinacea* in den Gräben war der auffallendste Unterschied zwischen feuchter (Gräben) und frischer (Rücken) Standortsvariante.

Obwohl der 1976 untersuchte Kahlschlag bereits drei Jahre alt war, wirkte sich die Störung auf die Anurendichte doch stark aus. Mit einer Abundanz von 5,0 % blieb der Bestand um 7,2 % unter dem Wert des vergleichbaren Altbestandes. Er wurde in seiner geringen Besiedlung nur mehr vom Schlag der Harten Au unterboten (siehe nächstes Kapitel). Neben der wahrscheinlich durch Wasserstellen angelockten *Bombina bombina* charakterisierten *Bufo bufo* und *Pelobates fuscus* den Bestand (Abb. 7). Die Knoblauchkröte wies mit einer Abundanz von 1,1 % den fünfeinhalbfachen Wert des vergleichbaren Altbestandes auf. Die Braunfrösche besiedelten den Jungwald erst im September.

Schlag der Harten Au

Der Schlag schloß im Norden an den untersuchten Altbestand der Harten Au an. Der 1977 einjährige Kahlschlag hatte die gleichen Holzarten wie die benachbarte Harte Au getragen. Ihre Stockausschläge und frischen Triebe reichten jedoch über die Krautschicht, die gut 90 % deckte, noch nicht hinaus und zeigten im Sommer starke Trockenschäden. Das Fehlen von Lindenauzeigern wies den Standort als Frische Harte Au aus. Schon Anfang Juli waren die für einen Kahlschlag typischen Pflanzen mächtig entwickelt (*Cirsium arvense*, *Cardus crispus*, *Solidago serotina*, *Rubus caesius*).

Trockenheit und extreme klimatische Bedingungen (bis in den Mai und bereits ab September Ausbildung von Reif) schlugen sich in einer geringen Anurenbesiedlung nieder. Mit 2,8 % betrug die Gesamtabundanz nur knapp ein Neuntel des Wertes der Weidenau (Tab. 2, Abb. 8) und war die geringste von allen untersuchten Beständen. Der vergleichbare Altbestand war um 3,4 % dichter besiedelt als der Schlag, der mit nur vier Arten auch den artenärmsten Lebensraum darstellte. *Pelobates fuscus* (Dominanz: 41,2 %) war neben *Bufo bufo* (Dominanz: 33,3 %) nicht nur das dominante Element, sondern wies in diesem Bestand mit 1,2 % auch die höchste Abundanz innerhalb der untersuchten Lebensräume auf (Tab. 2, Abb. 8). Die Braunfrösche (vorwiegend Juvenile) tauchten wieder erst im Herbst auf.

Der Unterschied zwischen den Schlägen und den vergleichbaren Waldlebensräumen hinsichtlich der Anuren liegt vorwiegend einmal in der geringen Besiedlungsdichte der Schläge. Ein trennendes Element stellt aber auch die verschiedene Bedeutung einzelner Arten für die Anurenbesiedlung beider Lebensräume dar, was bei der Berechnung der Dominantenidentität nach Renkonen auch quantitativ seinen Ausdruck findet (siehe Tab. 4).

Ökologie der einzelnen Arten

Wegen der bereits erwähnten unterschiedlichen Bevorzugung gewisser Arten durch die Linientaxierung werden in diesem Kapitel vorwiegend Dominanzwerte der Barberfallenfänge diskutiert (Abb. 7 und 8).

Bombina bombina (Rotbauchunke)

Im ersten Untersuchungsjahr besiedelte die Rotbauchunke alle Bestände ohne gravierenden Unterschied in den Abundanzen. Im zweiten Jahr trat *Bombina bombina* nur mehr in der Weidenau häufiger auf, da sie, vom Hochwasser dorthin abgedrängt, die zurückbleibenden Pfützen solange besiedelte, bis diese wiederum ausgetrocknet waren. Danach wurden die mit Wasser gefüllten Barberfallen sofort als Ersatz angenommen. Im Schlag der Pappelau/Harten Au wurden zwei Exemplare der Rotbauchunke vom 27. 5. bis 30. 6. 1976 dreimal, und in

Tabelle 4: Dominantenindentitätszahlen nach Renkonen von Anuren aus Lebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens. Ausgewertet wurden Barberfallenfänge der Jahre 1976/77. (1 = Weidenau, 2 = Pappelau, 3 = Pappelau/Harte Au, 4 = Harte Au, 5 = Schlag Pappelau/Harte Au, 6 = Schlag Harte Au).

1	2	3	4	5	6	
100	84,8	76,7	74,7	60,5	60,3	1
	100	67,9	68,3	55,1	61,1	2
		100	86,0	58,0	60,3	3
			100	63,0	61,3	4
				100	68,0	5
					100	6

der Harten Au ein Tier vom 11. 7. bis 25. 8. 1976 fünfmal in derselben Falle wiedergefangen. Nach den Werten der Linientaxierung zu Fuß besiedelte die Rotbauchunke die Verlandungszone am dichtesten.

Pelobates fuscus (Knoblauchkröte)

Pelobates fuscus zeigte eine Vorliebe für die Schläge, in denen sie innerhalb der untersuchten Bestände die höchsten Abundanz- und Dominanzwerte aufweist. Die größte Bedeutung erlangte sie auf dem einjährigen Schlag, in dem sie mit einer Abundanz von 1,2 % und einer Dominanz von 41,2 % präsent war. In dem von ihr ebenso dicht besiedelten dreijährigen Schlag (1,1 %) wurde sie mit einer Dominanz von nur mehr 22,4 % bereits von *Bufo bufo* (Dominanz: 37,9 %) übertroffen (Abb. 7 und 8). Trotzdem wurde sie in den vergleichbaren Waldlebensräumen mit weitaus geringeren Dichten erbeutet (Tab. 1 und 2).

Bufo bufo (Erdkröte)

Bufo bufo wurde 1976 mit einer durchschnittlichen Abundanz von 6,5 % sowie 1977 mit einer solchen von 4,0 % erbeutet und stellte damit 46,5 % bzw. 36,4 % der in den Barberfallen gefangenen Anuren aller Probeflächen. Sie besiedelte die Weidenau am dichtesten, erlangt jedoch in der Harten Au und ihren Vorstufen wegen des Rückgangs anderer Arten (besonders Moor- und Grasfrosch) größere Bedeutung. Auffallend war ein steigender Anteil von Juvenilen in den Populationen der Anfangs- und Folgegesellschaften (Ausnahme: Schläge), wie folgende Übersicht zeigt:

Probefläche	Prozentanteil juveniler *Bufo bufo* an den Gesamtfängen
Weidenau	70,1 %
Pappelau	53,8 %

Pappelau/Harte Au	23,9 %
Harte Au	18,7 %
Schlag Pappelau/Harte Au	34,8 %
Schlag Harte Au	58,8 %

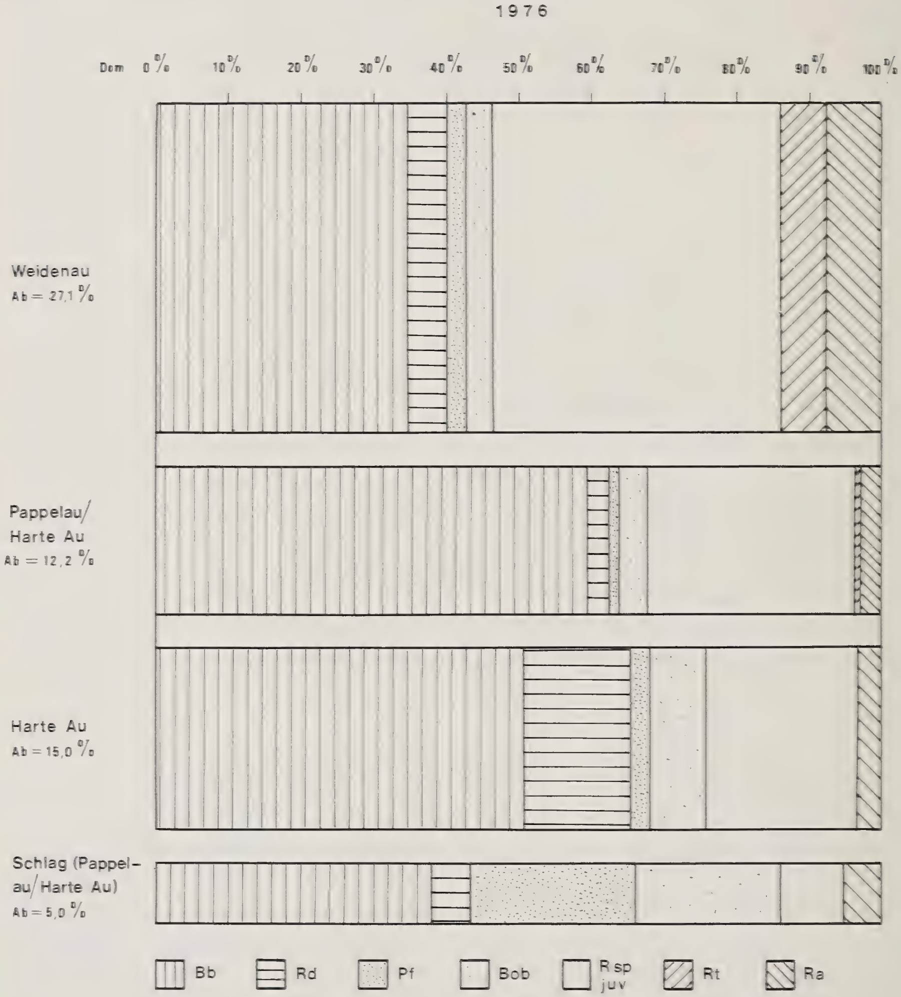


Abb. 7: Darstellung von Abundanz- und Dominanzwerten von Anuren in Abhängigkeit von einzelnen nach der Sukzession gereihten Aulebensräumen. Die Höhe der Blöcke stellt die Abundanz aller Anuren des betreffenden Lebensraumes dar. Die Breite der einzelnen Artanteile entspricht deren Dominanz. Ausgewertet sind Barberfallenfänge des Jahres 1976. — Links: Arten, die die Endgesellschaften prägten (*Bb*, *Rd*). Rechts: Arten, die die Anfangs- und Folgegesellschaften prägten *Ra*, *Rt*).

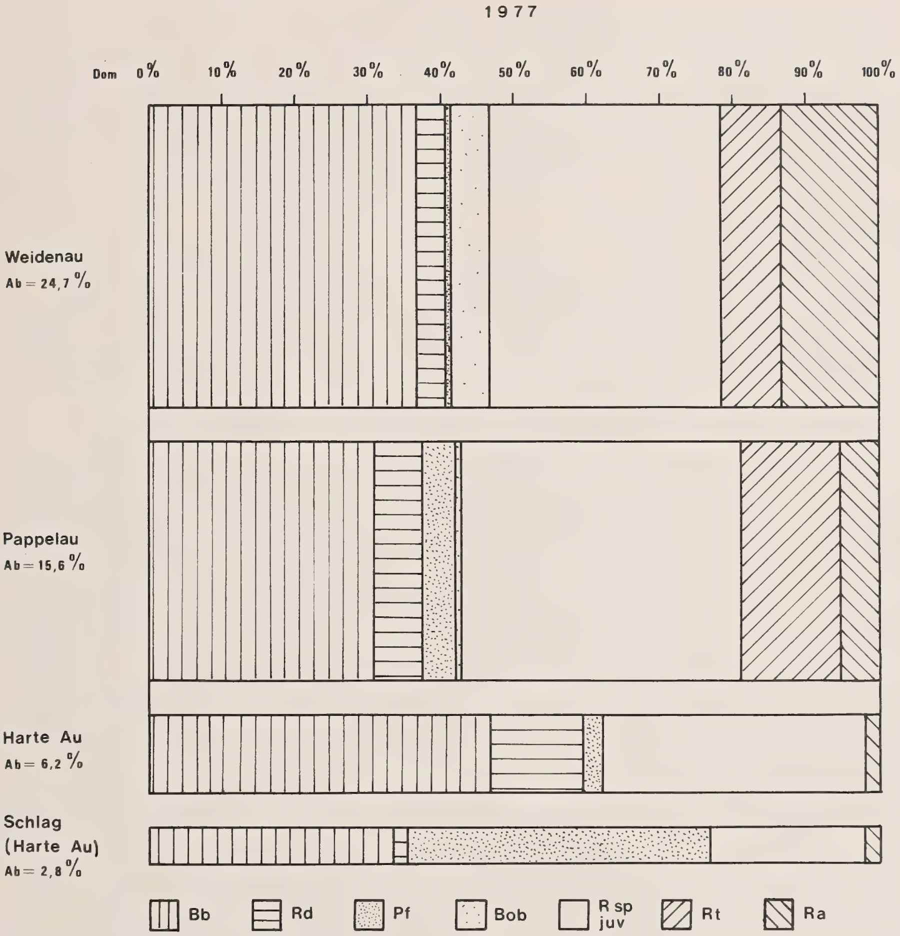


Abb. 8: Darstellung von Abundanz- und Dominanzwerten von Anuren in Abhängigkeit von einzelnen nach der Sukzession gereihten Aulebensräumen. Ausgewertet sind Barberfallenfänge des Jahres 1977. Weitere Erklärung siehe Abb. 7.

Elf Wiederfänge von individuell markierten Erdkröten zeigten wenigstens bei diesen Exemplaren eine gute Standorttreue. In keinem der Fälle wurden Kröten außerhalb eines Umkreises von ca. 150 m vom Erstfang entfernt wiedergefunden (die Zeiträume zwischen Erst- und Wiederfang betrugen bis zu zwei Monaten). Damit dürfte ein Aktionsgebiet von 150 m im Durchmesser kaum überschritten werden, was auch dem von Heusser (1968) erhobenen Wert entspricht. Auch bei Linientaxierungen zu Rad wurden markierte Kröten stets am selben Platz auf den befahrenen Wegen wiedergefangen.

Braunfrösche

Da die Trennung der beiden Arten *Rana arvalis* und *Rana dalmatina* nur bei adulten Tieren einwandfrei durchzuführen war (Pintar 1979), werden in folgenden Kapiteln vor allem die Befunde der gut determinierbaren adulten Braunfrösche ausgewertet.

Rana arvalis (Moorfrosch)

Rana arvalis, der neben *Rana dalmatina* der häufigste Braunfrosch im Untersuchungsgebiet war, besiedelte die Weidenau mit einer Abundanz von 2,1 % im Jahr 1976 und 1977 mit einer solchen von 3,3 % am dichtesten. Bereits in der Pappelau verlor er stark an Bedeutung und trat in der Harten Au kaum noch in Erscheinung (Abb. 7 und 8). Dieser Trend wurde auch durch die Linientaxierung zu Fuß bestätigt (Tab. 1 und 2).

Standorttreue darf auch beim Moorfrosch angenommen werden. Im Jahr 1976 lagen Fang und Wiederfang einzelner Tiere immer innerhalb einer Fläche von 1 bis 1,5 ha. Die Zeitspanne zwischen den Wiederfängen bertrug drei bis maximal 90 Tage. Lediglich fünf vom Hochwasser 1977 weiter abgetriebene Tiere und zwei 1976 etwa 150 m von einer Verlandungszone in die Weidenau eingewanderte Tiere (Kontrollabstand: zwei Wochen) legten größere Entfernungen zurück. Im Jahr 1977 wurden sieben von elf wiedergefangenen Tieren im selben Fangkübel wieder erbeutet, fünf davon innerhalb einer Zeitspanne von 28 bis 44 Tagen. Der Rest der Tiere wurde meist nach einer Woche wiedergefangen. Weiter als 150 m abgewanderte Tiere wurden von mir nicht nachgewiesen.

Rana dalmatina (Springfrosch)

Rana dalmatina besiedelte den Auwald mit einer Gesamtabundanz (Barberfallen) von 1,25 % im ersten und 0,7 % im zweiten Untersuchungsjahr. Damit bewohnte er den Auwald mit beinahe derselben Dichte wie der Moorfrosch. Die mit fortschreitender Sukzession der Standorte ansteigenden Dominanzwerte unterschieden ihn von *Rana arvalis*, der, wie aus Abb. 7 und 8 ersichtlich wird, beinahe den umgekehrten Trend zeigte (bereits in der Pappelau weisen beide dieselbe Dominanz auf). Die Weidenau wurde von ihm mit einer Abundanz von 1,5 % (1976) und 1,0 % (1977) beinahe ebenso dicht besiedelt wie die Harte Au mit einer Abundanz von 2,2 % (1976) und 0,8 % (1977). Die Werte der Barberfallenfänge wurden durch die Linientaxierung zu Fuß bestätigt.

Im Jahr 1976 wurden alle 15 Wiederfänge von Springfröschen innerhalb einer Fläche von 1—1,5 ha gemacht, die meisten davon nach einer Zeit von über einer Woche, bis zu maximal 76 Tagen. Von 16 im Jahr 1977 wiedergefangenen Springfröschen wurden zehn im selben Fangkübel und vier bei Linientaxierungen zu Fuß lediglich 40—50 m vom Erstfund entfernt erbeutet. Drei wurden innerhalb von drei bis fünf Tagen wieder gefangen, bei allen anderen betrug die

Zeitspanne zwischen Erst- und Wiederfang eine Woche bis maximal 68 Tage. Ein Springfrosch war 1977 etwa 200 m aus dem nordwestlichen Teil der Harten Au zu einem südlich vom Bestand vorbeiführenden Weg gewandert und wurde dort 91 Tage nach dem Erstfang bei einer Linientaxierung zu Rad wiedergefangen. Somit scheint auch bei *Rana dalmatina* eine Standorttreue gegeben, wie auch Blab (1978) zu berichten weiß.

Rana temporaria (Grasfrosch)

Rana temporaria wurde erst in jüngster Zeit (Luttenberger (1976) in diesem Gebiet nachgewiesen. Noch Sochurek (1959) gibt ihn als fehlend an.

Die Gesamtabundanz von 0,3 % (1976) und 0,8 % (1977) in den Barberfallen läßt aber keinen Zweifel an einer relativ guten Besiedlung des Gebietes durch den Grasfrosch. Sein Verbreitungsschwerpunkt liegt eindeutig in den Anfangs- und Folgegesellschaften (Abundanz Weidenau 1976: 1,6 %, 1977: 2,0 %; Pappelau: 2,1 %). In der Harten Au und ihren Vorstufen (Pappelau/Harte Au) trat er nur mehr sporadisch — in der Harten Au lediglich in juvenilen Exemplaren — auf. Die Ergebnisse der Linientaxierung ergaben dasselbe Verbreitungsmuster.

Juvenile Braunfrösche

Wie bereits erwähnt, wird die Ökologie juveniler Braunfrösche wegen nicht eindeutiger Determination (besonders Trennung der Arten *Rana arvalis* und *Rana dalmatina*) zusammenfassend behandelt.

Ähnlich den Verhältnissen bei den Adulten (Ausnahme: *Rana dalmatina*) besiedelten auch juvenile Braunfrösche die Harte Au weitaus dünner als Weiden- und Pappelau, wie Tab. 1 und 2 beweisen. Im Gegensatz zu *Bufo bufo* war der Anteil der Juvenilen am Gesamtfang der Braunfrösche in allen Beständen annähernd gleich.

Juvenile Braunfrösche zeigten geringere Standorttreue als adulte. Wahrscheinlich war ein Teil der jungen Frösche noch auf der Wanderung in ihre Sommerquartiere und wies deswegen größere Ortsveränderungen auf. Von 43 im Jahre 1976 wiedergefangenen Juvenilen hatten 29 einen Bereich von 1—1,5 ha nach ein bis acht Wochen nicht verlassen. 14 Exemplare wurden außerhalb dieses Bereiches wiedergefangen. Die Zeitspanne zwischen Erst- und Wiederfang betrug bei keinem der Tiere weniger als zwei Wochen. Im Jahr 1977 wurden 16 Juvenile im selben Fangkübel oder bei der Linientaxierung zu Fuß beinahe am selben Ort wieder erbeutet. Die meisten davon wiesen eine längere Zeitspanne zwischen Erst- und Wiederfang auf (max. 27 Tage). 11 Exemplare wurden etwa 100—200 m vom Erstfang entfernt wieder erbeutet. Die geringste Zeitspanne für diese Ortsveränderung betrug fünf Tage. Ein Tier verließ seinen Standort bei fünf Wiederfängen innerhalb von neun Monaten (fünf Monate davon Winterruhe) nicht. Die beachtliche Wanderleistung von juvenilen Braunfröschen bewies ein nach einem Tag wiedergefangenes Jungtier. Der 34 mm große Frosch hatte in 24 Stunden eine Strecke von 120 m Luftlinie zurückgelegt.

Grünfrösche

Mit Ausnahme eines juvenilen *Rana esculenta* aus der Weidenau wurden Grünfrösche in Waldlebensräumen weder gefangen, noch beobachtet. Die zahlreichen Gewässer sind aber gut besiedelt. In größeren Wasserstellen (Schottergruben, verlandete Seitenarme der Donau) findet man überwiegend *Rana ridibunda.* Kleinere Tümpel, die nicht das ganze Jahr über Wasser führen, sind dagegen eher von *Rana esculenta* besiedelt. *Rana lessonae* fand ich im Untersuchungsgebiet nicht.

Hyla arborea (Laubfrosch)

Außer den kärglichen Daten über *Hyla arborea,* die bei der Linientaxierung zu Fuß erhoben wurden (siehe Tab. 1), konnte ich über die ganze Untersuchungszeit hinweg rufende Männchen in Waldlebensräumen nachweisen. Diese wurden in den verschiedenen Auwaldtypen in folgender Anzahl registriert: Weidenau 10, Pappelau 12, Pappelau/Harte Au 3, Harte Au 8, Schläge 2. Auf einer Strecke von ca. 950 m, die in Umgebung eines Laichplatzes in einer Pappelau in 52 Minuten zurückgelegt wurde, fand ich jedoch 32 Laubfrösche.

Diskussion

Ökologie einzelner Arten:

Die Besiedlung von Lebensräumen durch *Bombina bombina* hängt vom Vorhandensein kleinerer oder größerer Wasserstellen ab (Heusser 1956, 1961; Marian 1963; Lác 1963; Feldmann 1971, 1975), die sofort entdeckt und mit einer beachtlichen Standorttreue bewohnt werden. Ist diese Bedingung in Waldbeständen oder auf Schlägen erfüllt, werden sie von der Rotbauchunke ohne ersichtlichen Schwerpunkt besiedelt. Da durch die Fallen jedoch kleinere Wasserstellen künstlich geschaffen wurden, müssen die Aussagen mit Vorsicht betrachtet werden.

Die gute Anpassung von *Pelobates fuscus* an trockene Lebensräume läßt sie die Kahlschläge bevorzugt vor anderen Arten besiedeln, obwohl der in älteren Schlägen teilweise verdichtete Boden ihrem Grabverhalten nicht entgegenkommen dürfte (Meissner 1970, 1970a, 1972). Derselbe Autor (1970) gibt an, daß die Knoblauchkröte in trockenen Böden innerhalb von drei Tagen 34 % ihres Körpergewichtes verlieren kann, wobei die Mortalitätsgrenze erst bei 45 % liegt. Cei & Crespo (1971) fanden ähnliche Werte bei *Pelobates cultripes*, einer nahverwandten Art. *Scaphiopus couchii*, ebenfalls mit *Pelobates fuscus* verwandt, behauptet sich sogar in Wüstengebieten Nordamerikas (Mayhew 1965). Interessant ist, daß auch andere Autoren *Pelobates fuscus* meistens an trockenen Standorten nachgewiesen haben. Das einzige Exemplar, das Merwald (1965) aus den Steyeregger Donau-Auen beschrieb, stammte aus einem Schlag. Schreiber (1912) und Neubaur (1952) nehmen sandigen und lockeren Boden als bevorzugten Lebensraum für die Knoblauchkröte an, wobei ersterer meint, daß es sich um ein pflanzenärmeres Terrain handeln müsse. Oomen (1966) sowie Oomen & Van Gelder (1967) fanden die Tiere in den Sanddünen des Maasufers, und Lác (1963) gibt für sie Kultur- und Waldsteppen als Lebensraum an. Ähnliche Biotopbeschreibungen gibt es auch für nahe Verwandte von *Pelobates fuscus* (Zaloglu 1964 für *Pelobates syriacus*, Cei & Crespo 1971 für *Pelobates cultripes*). Aus diesem Grunde ist es interessant, daß *Pelobates fuscus* auch in den allgemein feuchten Auwäldern noch in den feuchtesten, häufig überfluteten Untereinheiten, wenn auch mit geringer Dichte, zu finden ist (Barberfallen Weidenau 1976: 0,7 %, 1977: 0,2 %).

Der große Unterschied in den Abundanzwerten zwischen den Schlägen und den eng benachbarten, gut vergleichbaren Altbeständen (1,1 % : 0,2 %, sowie 1,2 % : 0,2 %) legen den Schluß nahe, daß *Pelobates fuscus* in die Schläge innerhalb kurzer Zeit aktiv einwandert.

Bufo bufo, als die ökologisch potenteste Art, besiedelte beinahe alle untersuchten Lebensräume (auch die für Anuren weniger attraktiven Schläge) mit einer entsprechend hohen Abundanz. Nach den Dominanzwerten in Abb. 7 und 8 stellt sie offenbar das prägende Element in der Anurenbesiedlung der Harten Au und ihren Vorstufen dar. Ähnliche Verhältnisse zeigt auch eine Gegenüberstellung von Individuenabundanz und Biomasse. Im Vergleich zu einer ähnlichen (1976) und einer geringeren (1977) Individuenabundanz der Harten Au gegenüber der Weidenau (rechte Seite in Abb. 9) erreicht *Bufo bufo* wesentlich höhere (1976) oder etwa gleich hohe (1977) Werte bei der Biomasse, wie es die linke Seite der Abb. 9 veranschaulicht. Eine in den beiden Beständen verschienene Altersstruktur (wesentlich höherer Prozentsatz von Juvenilen in der Weidenau) und im Durchschnitt leichtere und kleinere Tiere in den Anfangsgesellschaften (Pintar 1984b) mögen wohl Ursachen dafür sein.

Rana arvalis wird schon in der Pappelau und besonders in den Vorstufen der Harten Au und in der Harten Au selbst innerhalb der Braunfrösche durch *Rana dalmatina* ersetzt (Abb. 7 und 8). Laut Schreiber (1912) stellen seine bevorzugten Gebiete „feuchte, oder sumpfige Wiesen, verlandete Gewässer, Moore und in geringem Maße Wälder dar". Auch Fejervary (1921), Mertens (1947), Gislen & Kauri (1959) Stugren & Kohl (1961) sowie Stugren (1966) bestätigen seine Vorliebe für offene, feuchte Lebensräume. Unter den untersuchten Beständen (Ausnahme: Schläge) glich die Weidenau am wenigsten einem geschlossenen Wald (fehlende Strauchschicht, üppige und hohe Krautschicht), so daß die Präferenz von *Rana arvalis* für diesen Lebensraum verständlich wird. Damit stellt die, unter anderem für die gesamte Anurenfauna dieses Gebietes geltende, Beeinträchtigung durch den Kraftwerksbau besonders für den Moorfrosch (totale Zerstörung der Anfangsgesellschaften) eine starke Gefährdung dar (Pintar & Straka 1981).

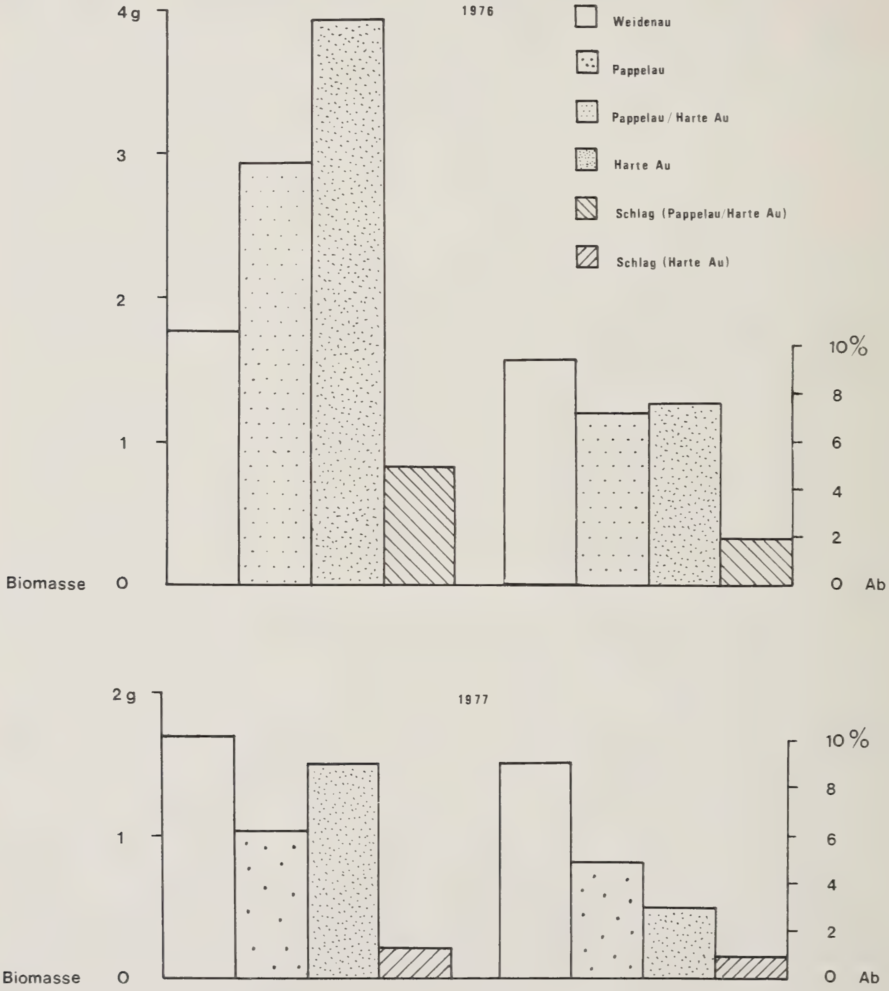


Abb. 9: Vergleich von Biomasseabundanz in Gramm pro Falleneinheit (links) und Individuenabundanz (rechts) von *Bufo bufo* in den einzelnen Lebensräumen. Ausgewertet sind Barberfallenfänge beider Untersuchungsjahre.

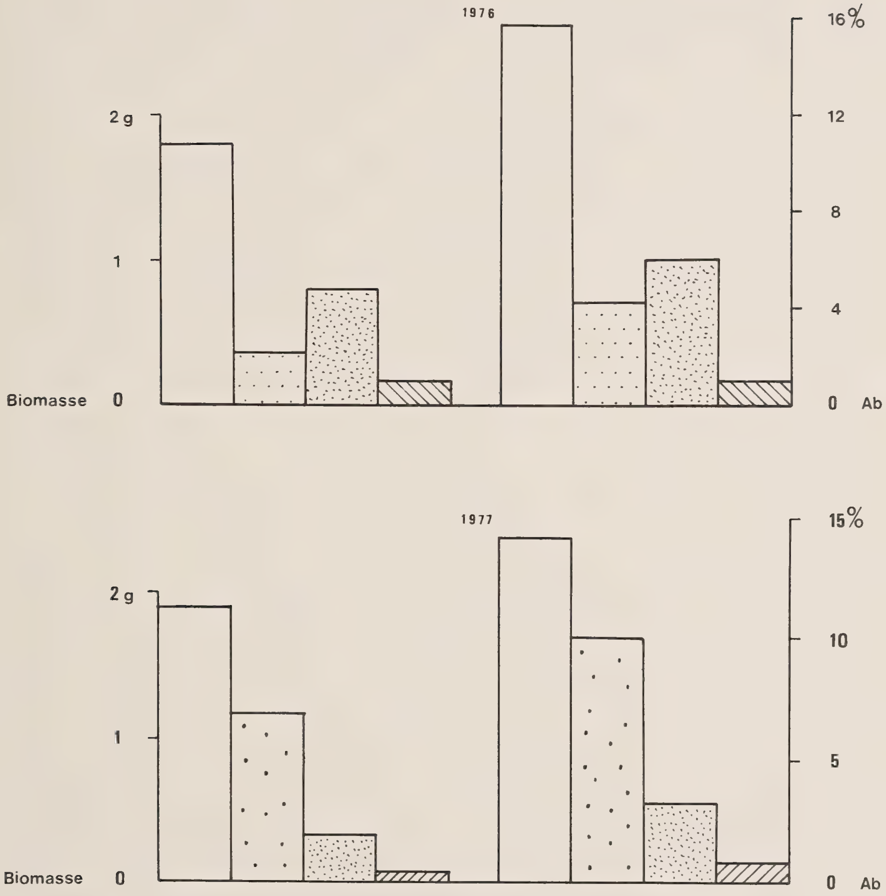


Abb. 10: Vergleich von Biomasseabundanz in Gramm pro Falleneinheit (links) und Individuenabundanz (rechts) der Braunfrösche (*Rana arvalis*, R. *dalmatina*, *R. temporaria*) in den einzelnen Lebensräumen. Ausgewertet sind Barberfallenfänge beider Untersuchungsjahre. Symbole siehe Abb. 9.

Rana dalmatina vermag die Harte Au ebenso dicht zu besiedeln wie die Anfangs- und Folgegesellschaften. Durch das Zurückweichen der beiden restlichen Braunfroscharten in der Harten Au stellt er dort das prägende Element innerhalb dieser Gruppe dar. „Im Gegensatz zum Moorfrosch besiedelt der Springfrosch — auch ein wärmeliebender Bewohner der Ebene — mehr die lichten Buchen- und Mischwälder”, weiß Mertens (1947) zu berichten. Auch Dürigen

(1897), Gislen & Kauri (1959) sowie Marian (1963) erwähnen, daß *Rana dalmatina* Wälder bevorzugt, die teilweise auch trockenen Charakter haben können.

Innerhalb des Auwaldes kommt gerade die Harte Au dem Klimaxwald am nächsten und bietet somit dem Springfrosch am ehesten die Umweltbedingungen der oben zitierten Lebensräume.

Das Vorkommen des eher in feuchten, montan-alpinen Regionen beheimateten *Rana temporaria* in den schon pannonisch beeinflußten Donau-Auen ist schwer zu erklären, zumal er in den Donau-Auen unterhalb Wiens bis jetzt nicht nachgewiesen wurde. Bei einer Besiedlung durch Anschwemmen von Laich (Luttenberger 1976) hätten Weiden- und Pappelau einen Vorteil, da die den donaunäheren Beständen benachbarten Senken und Gräben öfters überschwemmt werden. Ein Hinweis dafür könnte sein häufiges Vorkommen in den donaunahen Beständen der Anfangs- und Folgegesellschaften und den ihnen benachbarten Laichplätzen sein. Der von Heusser (1972) beschriebene Crowding-Effekt bei Kaulquappen mag seine Ausbreitung in den Auwäldern noch begünstigt haben (diese Untersuchungen zeigten, daß Quappen von *Rana temporaria* die Entwicklung von *Bufo bufo*- und *Rana ridibunda*-Larven stark beeinträchtigen). Es wäre auch denkbar, daß die Grenze zwischen den feuchteren Beständen der Anfangs- und Folgegesellschaften und den trockeneren der Endgesellschaften auch die Verbreitungsgrenze für den in Österreich eher in feucht-kühlen, montan-alpinen Lebensräumen beheimateten Grasfrosch darstellt. Eine erschöpfende Erklärung für seine Präsenz in diesem Gebiet ist damit jedoch nicht gegeben.

Auch für den Fortbestand der Grasfroschpopulationen (Verbreitungsschwerpunkt: Anfangs- und Folgegesellschaften) dürfte der Kraftwerksbau eine empfindliche Störung darstellen. Dabei ist zu bedenken, daß es wenige Gebiete gibt, in denen Arten von so verschiedener Herkunft in einer Kontaktzone aufeinander treffen (z. B. die in diesem Raum eher im pannonischen Tiefland verbreiteten Formen *Pelobates fuscus* und *Rana arvalis walterstorffi,* der vorwiegend montanalpine Lagen bevorzugende *Rana temporaria* und der auf den Donauraum beschränkte *Triturus cristatus dobrogicus*).

Bei einem Vergleich der Individuen- mit der Biomasseabundanz ergeben sich bei den Braunfröschen kaum Unterschiede. Dies dürfte, im Gegensatz zur Erdkröte, auf eine relativ ausgeglichene Altersstruktur der Populationen je Lebensraum hinweisen (vergl. Abb. 9 und 10).

Die vorliegenden Daten lassen Zusammenhänge zwischen den einzelnen Sukzessionsstadien des Auwaldes und ihrer Besiedlung mit Anuren erkennen (Abb. 7 und 8). Bemerkenswert ist, daß die Abundanzwerte in den dynamischeren und unausgereifteren Standorten der Anfangs- und Folgegesellschaften deutlich höher lagen als in den bereits statischeren und ausgereifteren Standorten der Harten Au und ihren Vorstufen (Pappelau/Harte Au). Die Lebensräume der Anfangs- und Folgegesellschaften bieten den Anuren offenbar eine optimale

Kombination von verschiedenen, für diese Tiergruppe günstigen Umweltfaktoren an: hohe Feuchtigkeit (verstärkt durch Überflutungen), üppige Krautschicht, genügend Laichplätze, hohe Primärproduktion und in der Folge auch ein reiches Nahrungsangebot.

Eine Sonderstellung innerhalb der Probeflächen nehmen die Schläge ein, die sich in der Anurenbesiedlung stark von den vergleichbaren Altbeständen unterscheiden (siehe Tab. 1, 2 und 4). Die Braunfroscharten treten stark zurück, und lediglich *Bufo bufo* und *Pelobates fuscus* können sich bei den extremen Bedingungen (starke Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen, teilweise Verdichtung des Bodens) halten. Die Braunfrösche treten erst im Spätherbst auf, wobei sich schwer entscheiden läßt, ob die häufigen Nebeltage (Aufheben der Trockenheit) die Bedingungen verbesserten, oder die Frösche im Zuge der Herbstwanderung die Bestände durchquerten (eigenartigerweise wurde ein Großteil der Tiere in zwei randlich aufgestellten Fallen gefangen).

Zusammenfassung

Quantitative Studien über die Ökologie von Anuren beschränken sich vorwiegend auf die Laichplätze. Die vorliegende Arbeit untersuchte daher Aspekte der bisher kaum erforschten Ökologie der Anuren in den Sommerquartieren.

Als Fangmethode bewährte sich eine kombinierte Anwendung von wassergefüllten Barberfallen (Öffnungsdurchmesser: 25 cm, Höhe 27 cm) und der gleichzeitig bei den Kontrollgängen angewendeten Linientaxierung zu Fuß.

Von den einzelnen vegetations- und standortkundlich genau definierten Auwaldtypen wurden Anfangs- und Folgegesellschaften bevorzugt, wobei die Braunfrösche eine bedeutende Rolle spielten. In den weniger dicht bewohnten Endgesellschaften prägte *Bufo bufo* die Anurenbesiedlung. *Rana arvalis*, der in der Weidenau die dominierende Art innerhalb der Braunfrösche darstellte, wurde in der Harten Au von *Rana dalmatina* abgelöst. *Pelobates fuscus* wanderte aktiv in die trockenen Kahlschläge ein, die ansonsten nur mehr von *Bufo bufo* mit höherer Dichte besiedelt wurden. *Bombina bombina* bevorzugte Gebiete um und an Gewässern und bewohnte Waldlebensräume nur dann, wenn genügend Wasserstellen vorhanden waren.

Summary

Quantitative studies of the ecology of Anura usually concern themselves primarily with the spawning grounds. This work proposed to study aspects oft the little known ecology of anurans in their home range.

An optimal means of sampling proved to be water-filled pitfall traps (diameter of opening: 25 cm, height: 27 cm). Transect survey both on foot and by bicycle corroborated the findings.

Most of the anurans and particulary brown frogs prefer initial and transitory stages of the riparian forest. Final stages that are not so densely populated are dominated by *Bufo bufo. Rana arvalis* which was the dominant species among the brown frogs in the

initial stages was replaced by *Rana dalmatina* in the final stages. *Pelobates fuscus* favours dry biotops influenced by man (clear cut areas). *Bombina bombina* preferred areas near and around water and settled in forested areas only when there were enough waterholes.

Literatur

Balogh, J. (1958): Lebensgemeinschaften der Landtiere. — Budapest & Berlin.

Bellis, E.D. (1962): The influence of humidity on wood frog activity. — Amer. Midl. Nat. 68: 131—148.

Blab, J. (1978): Untersuchungen zur Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. Ein Beitrag zum Artenschutzprogramm. — Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 18. Bonn-Bad Godesberg.

Cei, J. M., & G. Crespo (1971): Remarks on some adaptive ecological trends of *Pelobates cultripes* from Portugal: thermal requirement, rate of development and water regulation. — Arch. Mus. Boc. 2: 9—36.

Dole, W.J. (1965): Summer movements of adult leopard frog. *Rana pipiens* Schreber in northern Michigan. — Amer. Midl. Nat. 74: 464—478.

Dumas, P.C. (1966): Studies of *Rana* species complex in the pacific northwest. — Copeia 1966: 60—74.

Dürigen, B. (1897): Deutschlands Amphibien und Reptilien. — Magdeburg 1897.

Feldmann, R. (1971): Verbreitung und Ökologie der Gelbbauchunke, *Bombina variegata*, im westfälischen Raum. — Natur und Heimat 31: 10—17.

— (1975): Wassergefüllte Wagenspuren als Laichplätze von Lurchen. — Aquar. Terr. 1975: 378—379.

Fejervary, G.J. (1921): Beiträge zur Kenntnis der Raniden-Fauna Ungarns. — Arch. Naturg. 87: 18—22.

Geisselmann, B., R. Flindt & H. Hemmer (1971): Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte. — Zool. Jb., Syst. 98: 521—568.

Gibbons, J.W., & D.H. Bennett (1974): Determination of anuran terrestrial activity patterns by a drift fence method. — Copeia 1974: 236—242.

Gislen, T., & H. Kauri (1959): Zoogeography of the Swedish Amphibians and Reptiles with notes on their growth and ecology. — Acta vertebratica 1: 197—397.

Grossenbacher, K. (1981): Amphibien und Verkehr. — Koordinationsstelle für Amphibien- und Reptilienschutz Schweiz, Publ. Nr. 1, Bern.

Heusser, H. (1956): Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltveränderungen bei einheimischen Amphibien. — Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich 101: 189—210.

— (1961): Die Bedeutung der äußeren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten. — Rev. suisse Zool. 68: 1—39.

— (1968): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* L. Wanderungen und Sommerquartiere. — Rev. suisse Zool. 75: 927—982.

— (1972): Intra- und interspezifische Crowding-Effekte bei Kaulquappen einheimischer Anurenarten. — Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich 117: 121—128.

Koskela, P. (1973): Duration of the larval stage, growth and migration in *Rana temporaria* L. in two ponds in northern Finland, in relation to environmetal factors. — Ann. zool. fennici 10: 414—418.

— & S. Pasanen (1974): The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland. — Aquilo, Ser. zool. 15: 1—17.

Lác, J. (1963): Amphibien der Slowakei. — Biol. Práce, Bratislava 1963: 1—73.

Luttenberger, F. (1976): Zur Ökologie der Braunfrösche *Rana t. temporaria* und *Rana arvalis wolterstorffi.* — Das Aquarium 82: 173—179.

Margl, H. (1972): Die Ökologie der Donauauen und ihre naturnahen Waldgesellschaften. — Sonderdruck aus „Naturgeschichte Wiens", 2. Band: 675—706.

— (1973): Pflanzengesellschaften und ihre standortgebundene Verbreitung in teilweise abgedämmten Donauauen (Untere Lobau). — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 113: 5—51.

Marian, M. (1963): Die Welt der Amphibien und Reptilien an der Mitteltheiß. — Mora Ferenc Muzeum Evkönyve, Szeged 1963: 206—231.

Mayhew, W.W. (1965): Adaptations of the amphibian, *Scaphiopus couchii*, to desert conditions. — Amer. Midl. Nat. 74: 95—109.

Meissner, K. (1970): Obligatorisches Lernen im Funktionskreis der Vergrabehandlung von *Pelobates f. fuscus* Laur. (Anura). Ein Beitrag zur Ethometrie des Appetenzverhaltens. — Zool. Jb., Physiol. 75: 423—469.

— (1970a): Zur arttypischen Struktur, Dynamik und Aktualgenese des grabspezifischen Appetenzverhaltens der Knoblauchkröte (*Pelobates f. fuscus* Laur.; Pelobatidae, Anura). — Biol. Zbl. 89: 409—434.

— (1972): Repetitive Aktivität, Rhythmus und Periodik in der ersten Vergrabehandlung von *Pelobates fuscus* Laur. (Anura). — Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, math.-nat. R. 21: 427—435.

Meisterhans, K., & H. Heusser (1970): Amphibien und ihre Lebensräume. — Naturf. Ges. Schaffhausen 4: 1—20.

Mertens, R. (1947): Die Lurche und Kriechtiere des Rhein-Main-Gebietes. — Frankfurt am Main.

Merwald, F. (1965): Die Reptilien und Amphibien der Steyeregger Auen. — Naturkundl. Jb. Stadt Linz 1965: 307—318.

Neubaur, F. (1952): Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. — Jb. nassau. Ver. Naturk. 90: 125—131.

Oomen, H.C.J. (1966): Twee populaties van de Knoflookpad *Pelobates fuscus* op de recter Maasoever in 1965. — Natuurhist. Maandblad 55: 21—24.

— & Van Gelder (1967): Waarneming over de oecologie van *Pelobates fuscus.* — Natuurhist. Maandblad 56: 21—28.

Pintar, M. (1979): Ökologische Zusammenhänge zwischen Au-Standorten, Sukzession auf Schlägen und Anuren im Gebiet von Stockerau (NÖ). — Diss. Univ. Wien.

— (1982): Versuche zur individuellen Markierung an Anuren mittels Tätowierung (Amphibia: Salientia). — Salamandra 18: 348—351.

— (1984a): Der Einfluß verschiedener Wetterlagen auf Anurenfänge in den Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau). — Folia zoologica 33: 159—166.

— (1984b): Zur Bionomie von Anuren aus Lebensräumen der Donau-Auen oberhalb Wiens (Stockerau). — Folia zoologica 33: 263—275.

— und U. Straka (1981): Ausweisung tierökologisch wertvoller Lebensräume, Landschaftsrahmenplan Donauauen Altenwörth—Wien. — Berichte, Veröffentlichungen der Planungsgemeinschaft Ost 1981 (3): 73—83.

Sauberer, A. (1942): Die Vegetationsverhältnisse der Unteren Lobau. — Niederdonau/Natur und Kultur 1942.

Schreiber, E. (1912): Herpetologia europaea. — Jena.

Sochurek, E. (1959): Die Braunfrösche Niederösterreichs. — Unsere Heimat 5—7: 117—119.

Spitzenberger, F., & H.M. Steiner (1967): Die Ökologie der Insectivora und Rodentia (Mammalia) der Stockerauer Donau-Auen (Niederösterreich). — Bonn. zool. Beitr. 18: 258—269.

Stöcklein, B. (1980): Untersuchungen an Amphibien-Populationen am Rande der mittelfränkischen Weiherlandschaft unter besonderer Berücksichtigung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* Laur.). — Diss. Univ. Erlangen—Nürnberg.

Stugren, B. (1966): Geographic variation and distribution of the Moor Frog, *Rana arvalis* Nilss. — Ann. zool. fennici 3: 29—39.

— & I. Kohl (1961): Beobachtungen über die Biologie des Moorfrosches (*Rana arvalis* Nilss.) in Siebenbürgen. — Vertebr. hung. 2: 65—70.

Wendelberger-Zelinka, E. (1952): Die Vegetation der Donauauen bei Wallsee. — Schriftenreihe der oberösterreichischen Landesdirektion 11: 1—196.

Wendelberger, E. (1960): Die Auwaldtypen der Donau in Niederösterreich. — Zbl. ges. Forstwesen 77: 65—92.

Wendelberger, G. (1973): Überschwemmte Hartholzauen? Ein Beitrag zur Ökologie der Mitteleuropäischen Auenwälder. — Vegetatio 28, 5—6: 253—281.

Zaloglu, S. (1964): Studies on the morphology, osteology and biology of *Pelobates syriacus* Boett. in the Aegean region. — Scientific Reports of Fac. of Science, Ege University 16: 1—50.

Anschrift des Verfassers: Dr. Manfred Pintar, Institut für Zoologie der Universität für Bodenkultur, Gregor-Mendel-Straße 33, A-1180 Wien.

A new caecilian from Peru (Amphibia: Gymnophiona)

by

MARVALEE H. WAKE

Department of Zoology and Museum of Vertebrate Zoology, University of California

The caecilian (Amphibia: Gymnophiona) fauna of Peru is relatively rich and diverse, numbering at least thirteen species in six genera representing all three of the families that occur in the New World. These occur largely east of the Andes in the Amazon drainage (Table 1). It is possible that a number of the species described from southeastern Ecuador may occur as well in northeastern Peru (see Table 1), but the area is little collected. These suggestions are based on the data in Taylor, 1968, 1970, etc., collated for the Association of Systematics Collections list of caecilian and salamander species (in press).

A single specimen so distinctive that it warrants description was collected near Iquitos, Peru. It ist clearly an *Oscaecilia*, a member of the subfamily Caeciliinae of the family Caeciliidae (fide Wake & Campbell, 1983). I am pleased to designate this species in recognition of the contributions of Hans and Maria Koepcke to our understanding of the biology of the vertebrate fauna of Peru.

Oscaecilia koepckeorum sp. nov.

Holotype: ZFMK Bonn 23392. Type locality: Quisto Cocha, an oxbow of the Rio Itaya, 15 km S of Iquitos, Peru. Collected by K. H. Lüling, 24 July 1959.

Diagnosis: the species is an attenuate medium-sized member of the genus *Oscaecilia*. It is distinguished from all species of *Oscaecilia*, except *hypereumeces*, by its relatively high number of primary annuli (228) and low number of secondaries (9). It differs from *hypereumeces*, which is known from only two specimens, one from Santa Caterina, Brazil (Taylor, 1968) and the other of unknown provenance but presumed to be from Brazil (Taylor, 1970) ("probably from the vicinity of Manaos" — Duke Collections card, fide J. R. Bailey), in having fewer teeth, greater snout projection over the lower jaw, and a uniform grey coloration in contrast to the variegated brown dorsum with cream venter of *hypereumeces*. The new species differs from all other caecilians for which data are available in having fewer vertebrae (210) than primary annuli (228); caecilians typically have a vertebral number in excess of the primary annular count (see Remarks). Meas-

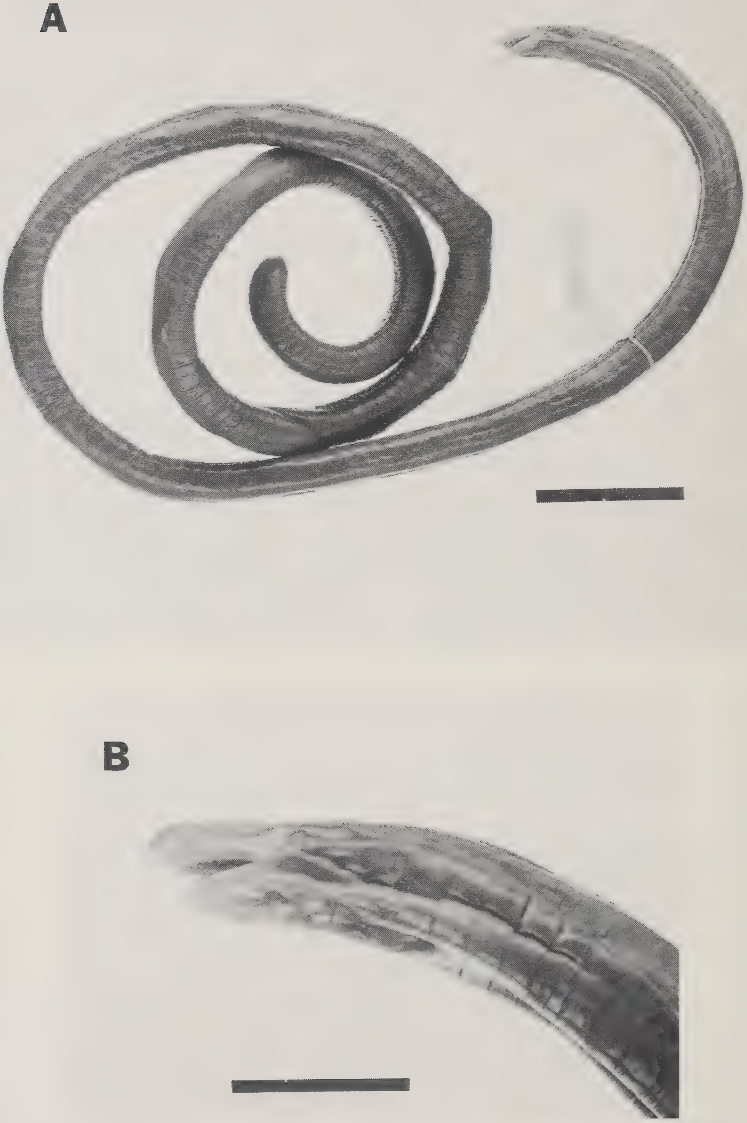


Fig. 1. A, holotype of *Oscaecilia koepckeorum* (ZFMK Bonn 23392), 495 mm total length. Bar = 25 mm. — B, head of holotype, enlarged to show details. Bar = 10 mm.

urements and counts for *O. koepckeorum* and *O. hypereumeces* are listed in Table 2.

Description of the holotype: a mature female, ovaries containing ova of three size classes; head small, flattened, narrow; snout projects over lower jaw; eyes not visible, covered by bone; nares relatively large, open; tentacles below and slightly behind nares; collars 2, distinct dorsally, with transverse grooves; primary annuli complete dorsally, virtually complete ventrally; secondaries split, anterior 3 incomplete; scales begin at primary annulus 96 and increase in number in posterior annuli; dermal scales broad, flat mineralized denticles on bilaminar unmineralized base plates; subdermal scales not observed; punctate glands very small, distributed over body between annuli, especially dorsally; vent transverse, without disc, nine-lobed aperture; anal glands absent; terminus blunt; tongue surface rugose; narial plugs linear, not pigmented; teeth elongate, recurved, widely spaced. The specimen is shown in Figure 1, osteological features are indicated in the radiograph (fig. 2), and the data are presented in Table 2.

Color: In perservative, the body is a uniform grey, including the venter, unlike most caeciliids which have a lighter venter than dorsum. The head is somewhat

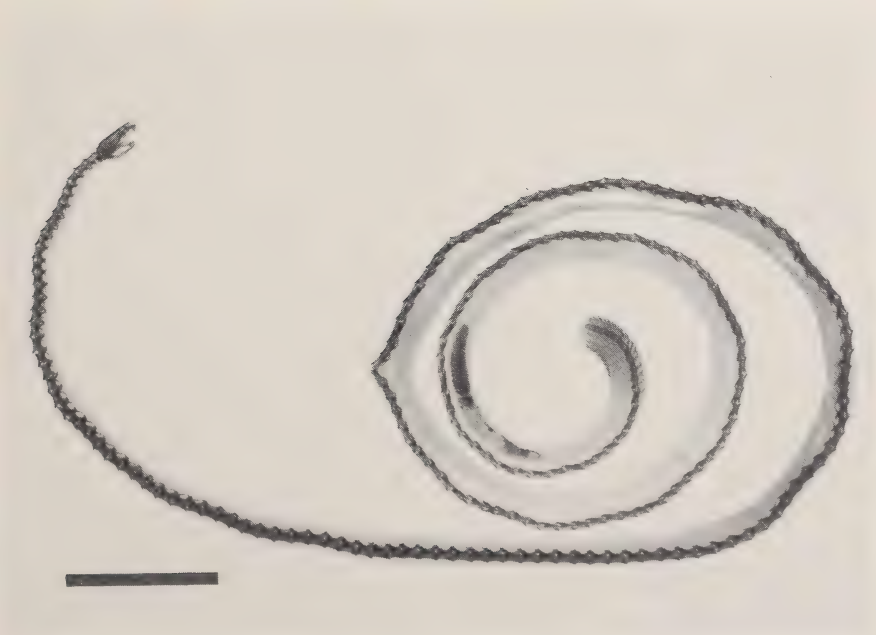


Fig. 2. Positive print made from radiograph of holotype of *O. koepckeorum*. Bar = 25 mm.

lighter, the jaw margins, the tip of the snout, and the throat a dark cream color. This is in marked contrast to the mottled pattern reported for *O. hypereumeces*, the species with the most similar annular counts.

Distribution and habitat: Known only from the type locality. Collected while digging small artificial ponds close to the bank of the Quisto Cocha for holding fish. Earth muddy, grass-covered; specimen less than 1 m deep in the soil. The species occurs in the center of the range of the genus, but the single specimen sheds little light on the relationships within the genus. It should be noted that Taylor, in his description of *hypereumeces* (1968), expressed concern that no other *Oscaecilia* was so distantly removed from the eastern Amazonian versant

Table 1. Caecilian fauna of Peru (Data from Amphibian Species of the World [in press])

Family Rhinatrematidae		
Epicrionops bicolor		SE Peru, Ecuador
Epicrionops lattivittatus		E Peru
Epicrionops peruvianus		SE Peru
Epicrionops petersi		S Peru, E Ecuador
Epicrionops marmoratus	?	E Ecuador
Family Caeciliidae		
Caecilia abitaguae	?	E Ecuador
Caecilia attenuata		Peru, E Ecuador
Caecilia bokermanni	?	E Ecuador
Caecilia corpulenta		C Peru
Caecilia diossea		NE Peru, S Ecuador
Caecilia dunni	?	Columbia to E Ecuador
Caecilia gracilis		NE Peru, Brazil, Guianas
Caecilia inca		NE Peru
Caecilia orientalis	?	Amazonian Ecuador, NW Colombia
Caecilia pachynema	?	Pacific and Caribbean drainages of W Ecuador and Colombia, possibly Peru
Caecilia tentaculata		E Panama through C Peru
Caecilia tenuissima	?	W Ecuador
Microcaecilia albiceps	?	Amazonian Ecuador
Oscaecilia bassleri		Amazonian Peru and Ecuador
Oscaecilia ecuatorialis	?	NW Ecuador
Siphonops annulatus		Amazonian and Caribbean South America
Family Typhlonectidae		
Potamotyphlus kaupii		Amazonian and Orinoco drainages
Typhlonectes compressicaudus		Guianas and Amazon drainage of Peru and Brazil

Table 2. Characters of *Oscaecilia koepckeorum* with comparison to *O. hypereumeces* (Measurements are in mm)

Character	*O. koepckeorum*	*O. hypereumeces*	
	ZFMK Bonn 23392	NMW 9122	Duke A 9627
Total length	495	640	385
Head length	9.5		7.5
Head width at jaw articulation	6.5		4.5
Head width at nostrils	3.4		2.5
Body width	8.5	7	5.0
Body width at vent	8.2		4.6
Primary annuli	228	226	208
Secondary annuli	9	4	21
Complete secondary annuli	6	4	6
Collars	2	3	3
Nostril—nostril distance	2.6		2.0
Tentacle—nostril	1.2	1.0	1.1
Snout projection	2.5	1.9	1.8
Premaxillary—maxillary tooth number	5—4	8—1—7	10—1—10
Vomero—palatine teeth	7—7	10—1—9	11—1—11
Dentary teeth	5—5	10—10	9—9
Splenial teeth	1—1	3—3	2—2
Scale inception	96th annulus	"Mid-body"	~ 90th annulus
Vertebral number	210		214
Anal glands	Absent		Absent
Narial plugs	Present, not pigmented		Present, gray
Sex	♀		♂

(Data for *O. hypereumeces* from Taylor, 1968, 1970 and Duke A 9627)

(*O. ochrocephala* of Panama not nearly so disjunct). He did not repeat that concern when he listed the Duke specimen of unknown locality but obviously presumed to be Brazilian.

Remarks: The specimen is particularly noteworthy for its apparent primary annulus—vertebral number ratio. All other caecilians have a greater number of vertebrae than primary annuli, for the dorsal musculature that elevates the head extends posteriorly over the anteriormost body segments in several species, so that the 'collars' obscure the otherwise direct relationship of primary annuli to vertebrae. There are also vertebral rudiments over and behind the vent where there are no annuli in many species (Wake, unpubl.). Repeated counts of annuli and analysis of photographs and radiographs indicate a higher number of primary annuli than vertebrae in the specimen described. The animal was gently dissected anteriorly to elucidate the relationship of head musculature to anterior

Table 3. Numbers of primary annuli and vertebrae in *Oscaecilia koepckerorum*

Primary annular number (intervals of 20)	Number of vertebrae/20 annuli
1–20	21 (includes atlas)
21–40	19.5 (41st vertebra mid-body at 40th annulus)
41–60	19.5
61–80	20
81–100	20
101–120	19
121–140	18
141–160	18
161–180	16
181–200	15
201–220	15
221–228	9

body segments and vertebrae, and posteriorly to determine the relationships of primary and secondary annuli to vertebrae. Dissection revealed that the head musculature does not obscure the vertebral—myocommatal direct relationship, nor is there indication of disruption posteriorly. A radiograph taken of the specimen with metal markers inserted every 20 annuli indicates that vertebral number diminishes posteriorly relative to annular number (see Table 3). It is not immediately obvious why primary annuli, usually assumed to be associated with segmental myocommata which are mid-vertebral and also associated with rib development, should number more than vertebrae and ribs from the mid-body region posteriorly. There do not appear to be aberrant or random secondaries, for annular intervals are regular, and the secondaries at the end of the body are typical in structure and position of many of the attenuate caeciliids. The greater number of vertebrae in the posterior-most interval is typical of many species, for 1–2 central rudiments often are present behind the vent where there are no annuli in blunt-ended species. This phenomenon contributes to the vertebral number typically exceeding that of the annuli. Resolution of this problem awaits an adequate sample of this species so that variation can be assessed. It may occur as well in other species not yet carefully examined, for there is considerable variation in annular and vertebral numbers within populations (Wake, 1980). However, a study of annular and scale development now in progress suggests that the presumed standard relationship of vertebrae, myocommata, and primary annuli is indeed typical of caecilians.

Acknowledgments

I am very grateful to Wolfgang Böhme for bringing the specimen to my attention, for allowing me to borrow and to dissect it, and for encouraging me to publish these observations, and to Joseph R. Bailey for loan of the rare specimen of *O. hypereumeces.* My travel was supported by funds from the Penrose Fund of the American Philosophical Society, and the research by the National Science Foundation.

Summary

A new gymnophione species from Peru, *Oscaecilia koepckeorum*, is described. The single specimen is distinct from all other caecilians in having a greater number of primary annuli than vertebrae, and from other species of *Oscaecilia* in a combination of characters including high number of primary annuli, low number of secondaries, fewer teeth, greater snout projection over the lower jaw, and color pattern.

Zusammenfassung

Es wird eine neue Gymnophione, *Oscaecilia koepckeorum*, aus Peru beschrieben. Das Einzelexemplar unterscheidet sich von allen anderen Blindwühlen durch eine Anzahl von Primärfurchen, die höher als die der Wirbel ist, von den anderen *Oscaecilia*-Arten zudem durch eine Merkmalskombination aus hoher Zahl von Primärfurchen, niedriger Zahl von Sekundärfurchen, weniger Zähnen, einem stärker unterständigen Maul sowie verschiedener Färbung.

Literature cited

Frost, D., ed. (in press): Amphibian species of the world. — Association for Systematics Collections, Lawrence, Kansas.

Taylor, E.H. (1968): Caecilians of the world. A taxonomic review. — Univ. Kansas Press, Lawrence, Kansas, pp. 848.

— (1970): Notes on Brazilian caecilians. — Univ. Kansas Sci. Bull. 48: 855—860.

Wake, M.H. (1980): Reproduction, growth and population structure of *Dermophis mexicanus* (Amphibia: Gymnophiona). — Herpetologica 36: 244—256.

— & J.A. Campbell (1983): A new genus and species of caecilian from the Sierra de las Minas of Guatemala. — Copeia 1983: 857—863.

Address of the author: Prof. Dr. Marvalee H. Wake, Department of Zoology and Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, CA 94720, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Ökologie und Fischbestand einiger Bäche in Südost- und Ostbrasilien

Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K.H. Lüling 1974

von

KARL HEINZ LÜLING

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Über Teilergebnisse meiner Brasilien-Peru-Expedition 1974 berichtete ich bisher zweimal (Lüling 1976 und 1979 b). Nachzutragen blieben Ergebnisse ichthyologischer Untersuchungen und Beobachtungen an Bächen der Serra do Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia) im Hinterland von Rio de Janeiro (Südostbrasilien) und am Bach Capivari im ostbrasilianischen Bundesstaat Bahia.

Die Expedition dauerte vom 17. Mai bis zum 13. September. Im Parque Nacional do Itatiaia weilte ich Mitte Juni, also im dortigen Winter. Ich bewohnte mit dem deutschen Ehepaar Mielke (Senhor Carl Mielke war damals zoologischer Präparator am Naturkunde-Museum in Rio de Janeiro) eines der für Parkbesucher vorgesehenen bungalowartigen Häuser, von dem wir täglich zu Exkursionen in den Park aufbrachen. Den Bach Capivari besuchte ich kurz Anfang Juli in Begleitung des deutsch-brasilianischen Tabakhändlers Senhor Schweers bei einer seiner Autofahrten zum Ankauf von Rohtabak von Salvador in den Bundesstaat Bahia. Damals wohnte ich sehr großzügig an der Peripherie von Salvador im Hause des bekannten bildenden Künstlers und Holzschnitzers Hansen-Bahia und seiner Frau Ilse Hansen-Stromeier, älteste Tochter meines Freundes Dr. med. vet. Heinz Stromeier in Hamburg-Blankenese.

Ich kann erst jetzt über die letzten Teilergebnisse dieser Expedition berichten, weil ich inzwischen erkrankte und weil es sehr schwierig und langwierig war, einige der im Gebiet vorkommenden Fischarten an Hand der konservierten Exemplare exakt zu determinieren.

Die Mittel für die Expedition erhielt ich von der Minna-James-Heinemann-Stiftung in Hannover, der Richard-Winter-Stiftung in Bergisch Gladbach und die Reisemittel von der Deutschen Ibero-Amerika-Stiftung in Hamburg. Diesen Institutionen sei hier nochmals verbindlich gedankt. Desgleichen gilt mein Dank dem Deutsch-Brasilianer Senhor Spanner im Parque (Mitglied der Parkverwaltung) und dem inzwischen verstorbenen, vorbildlich interessierten Herrn Carl Mielke und seiner Gattin. Die wasserchemischen Analysen wurden im Hygiene-Institut der Universität Bonn (Direktor: Prof. Dr. E. Thofern) erstellt.

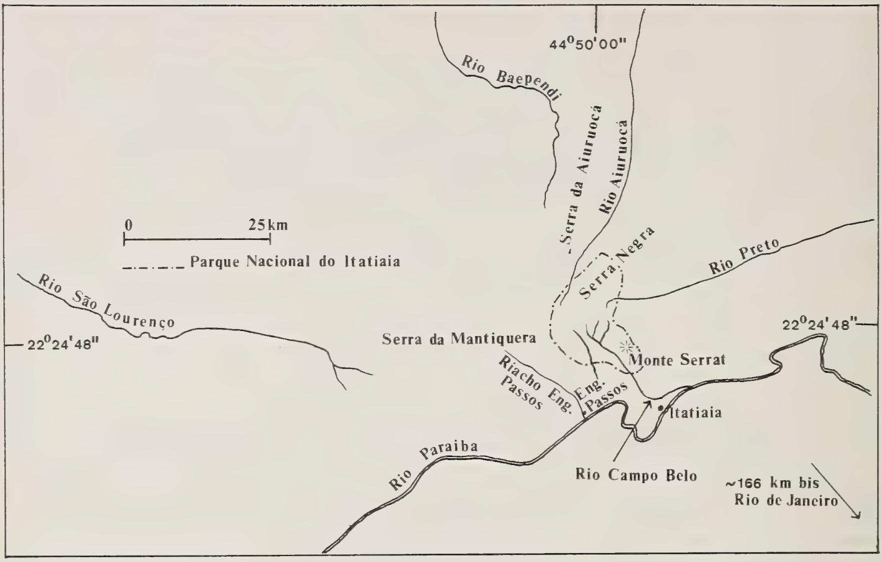

44°50'00"
Rio Baependi
Serra da Aiuruocá
Rio Aiuruocá
0 25km
Parque Nacional do Itatiaia
Rio São Lourenço
22°24'48"
Serra Negra
Rio Preto
22°24'48"
Serra da Mantiquera
Monte Serrat
Riacho Eng. Passos
Eng. Passos
Itatiaia
Rio Paraiba
Rio Campo Belo
~166 km bis Rio de Janeiro

Abb. 1: die Gebirgskette „Serra da Mantiqueira" mit dem „Parque Nacional do Itatiaia" (— · — · — Parkgrenze), den Bächen des „Rio Campo Belo" und dem „Riacho Engenheiro Passos" (Rio Itatiaia).

Bäche der Serra do Itatiaia (Südostbrasilien)

Biotopbeschreibung

Die untersuchten Bäche liegen im zügig ansteigenden Naturschutzgebiet des „Parque Nacional do Itatiaia" (L. 44°50' W, B. 22°24'48" S) und am Fuße dieses Gebirgszuges, der „Serra do Itatiaia", die ihrerseits einen Teil der küstennahen „Mantiqueira-Kette" bildet (Abb. 1 und 2). Rio de Janeiro ist etwa 166 km entfernt. Im Parque Nacional steigt das Gebirge bei den „Agulhas negras" („Schwarze Nadeln"; die Gebirgsspitzen ragen bei seitlicher Sicht fast senkrecht wie riesige Nadeln in den Horizont) (Abb. 3) auf 2720 m an. Die Gesteine der Mantiqueira-Kette sind alkalisch mit vorherrschendem Nephelinsyenit.

Die Lufttemperatur im Naturschutzgebiet schwankt in der Höhe um 1000 m zwischen Sommer (Dezember bis März/April) und Winter (Juni/Juli bis August) um 5—6 Grad. Durchschnittstemperaturen und Regenmenge für die einzelnen Monate, jeweils im Durchschnitt mehrerer Jahre, sind folgende:

Monat	Durchschnittstemperatur (°C)	Regenmenge (mm)
Januar	21,0	303,8
Februar	21,3	249,7
März	20,7	227,9
April	19,2	110,6

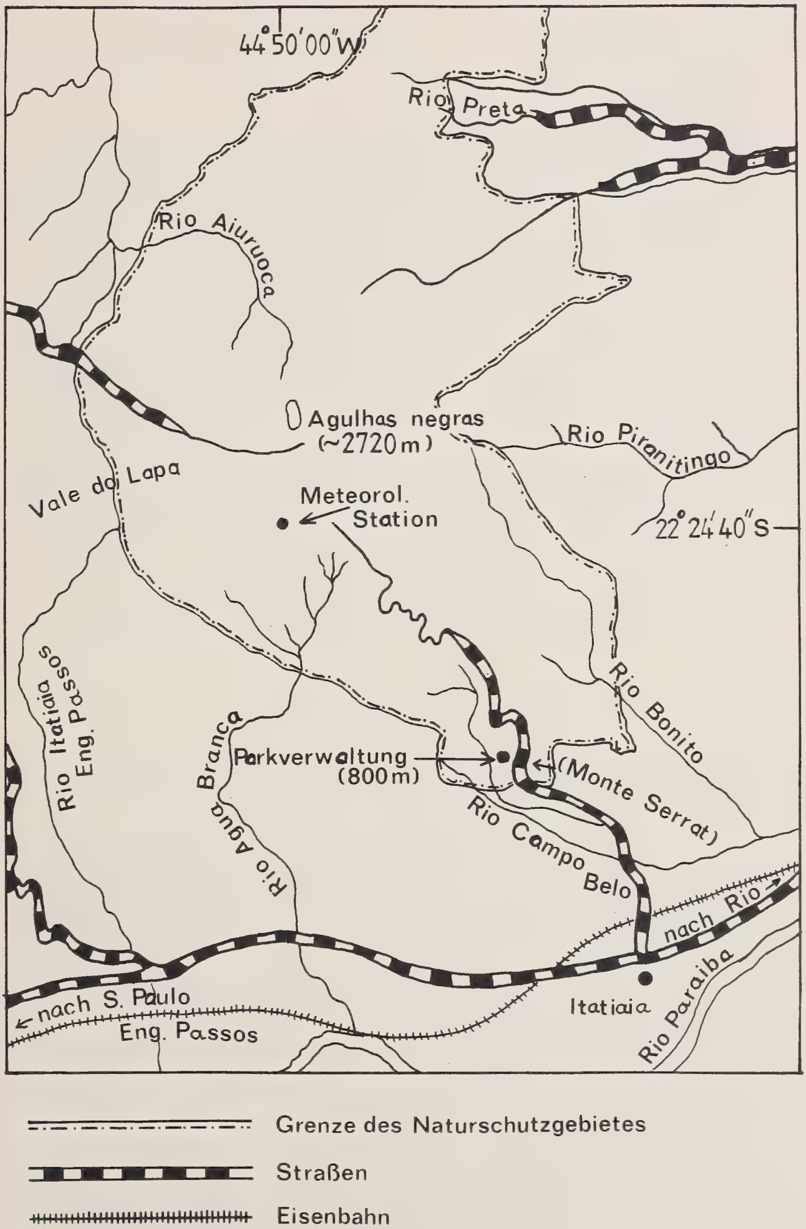

44°50'00"W
Rio Preto
Rio Aiuruoca
Agulhas negras
(~2720 m)
Rio Piranitingo
22°24'40"S
Vale do Lapa
Meteorol.
Station
Rio Itatiaia
Eng. Passos
Rio Agua Branca
Parkverwaltung
(800 m)
(Monte Serrat)
Rio Bonito
Rio Campo Belo
nach Rio
nach S. Paulo
Eng. Passos
Itatiaia
Rio Paraiba
Grenze des Naturschutzgebietes
Straßen
Eisenbahn

Abb. 2: Das Naturschutzgebiet „Parque Nacional do Itatiaia" in größerem Maßstab (1 : 200 000).

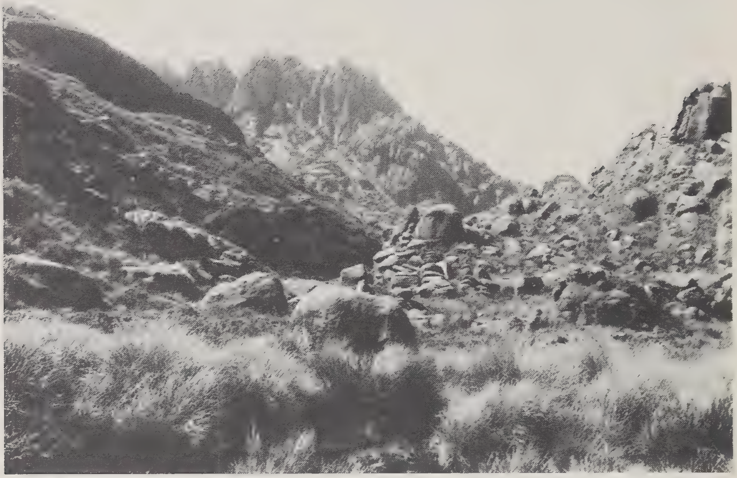


Abb. 3: Die „Agulhas negras" (2720 m).

Mai	17,1	56,0
Juni	15,2	31,5
Juli	14,5	33,3
August	15,9	36,9
September	17,7	61,8
Oktober	18,4	139,9
November	19,7	185,9
Dezember	20,6	279,4
Jahresdurchschnitt	18,4	1 716,7

Die Luftfeuchtigkeit in diesem zügig ansteigenden Gebirge ist hoch und erreicht oft den Grad der Sättigung. Mächtige Baumfarne, *Alsophila armata* Pr. (Abb. 4) — typisch für den Hangurwald — stehen oft unmittelbar an den Ufern der Bäche.

Es sind mehrere Gebirgsbäche, die sich im Parque Nacional vereinigen. An einem Nebenbach des oberen Rio Campo Belo liegt die Verwaltungsstation des Naturschutzgebietes bei 800 m Höhe. Die Bäche haben typischen Gebirgsbachcharakter. Ihr Wasser ist kristallklar (Abb. 5), wenn nicht stärkere und starke Regen viel Regenwasser in die dann anschwellenden Bäche eingeschwemmt haben. Auch an regenfreien oder regenarmen Tagen fließen die Bäche zügig mit starkem Blaseneintrag über größere und kleinere Steine und Felsbrocken. Große Felspartien werden schäumend umflossen und zum Teil auch unterspült; ein Untergrund mit mächtigen Felstrümmern und grobem Geschiebe von Rollblöcken. Es gibt allerdings auch in den Gebirgsbächen Verbreiterungen, wo das

Wasser fast still über den Steinen steht (Abb. 5). In allen diesen mehr allgemeinen Punkten gleichen diese Bäche des subtropischen Gebietes mitteleuropäischen Wildbächen.

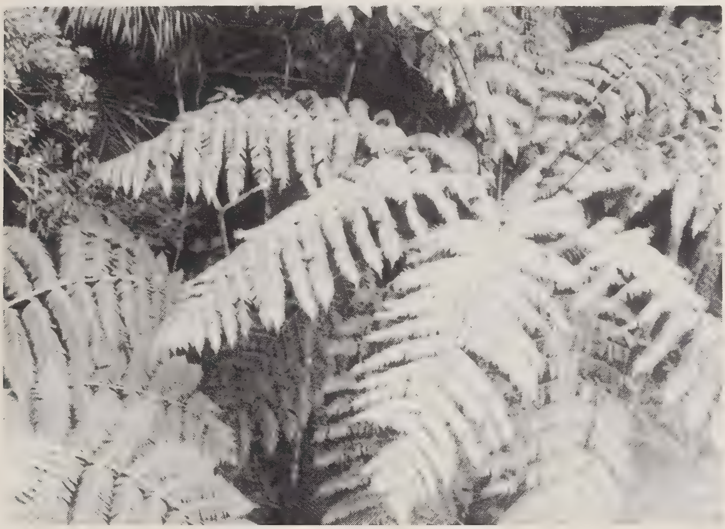


Abb. 4: Der Baumfarn *Alsophila armata* in 800—900 m Höhe.

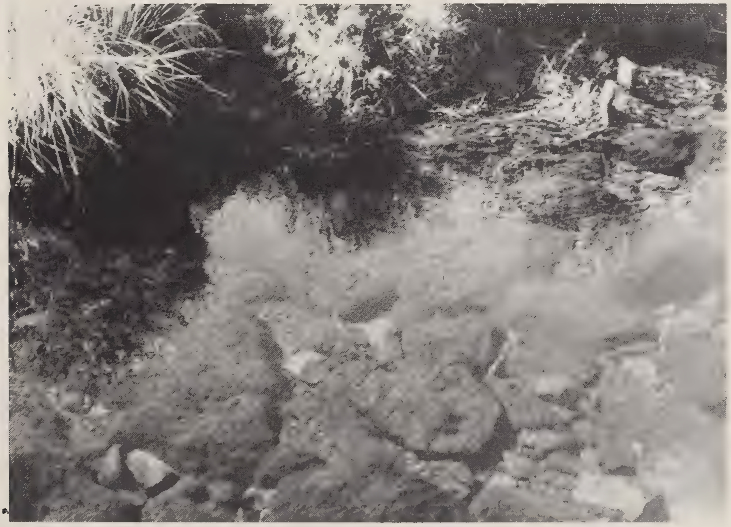


Abb. 5: Stillwasserzone in einem Gebirgsbach des Parque Nacional mit Steinen und Felsbrocken, die reichlich mit Algen bewachsen sind.

Oberhalb der Verwaltungsstation bildet einer der Bäche einen Wasserfall, „Vélo da Noiva", der nicht von Fischen überwunden werden kann (Abb. 6). Nahe bei der Verwaltungsstation lag seitlich vom Gebirgsbach ein künstlich angelegter Teich, der bei meinem Aufenthalt Mitte Juni auffälligerweise milchigtrübes Wasser enthielt, obgleich es in den Tagen zuvor nicht stark geregnet hatte (Abb. 7 und 8).

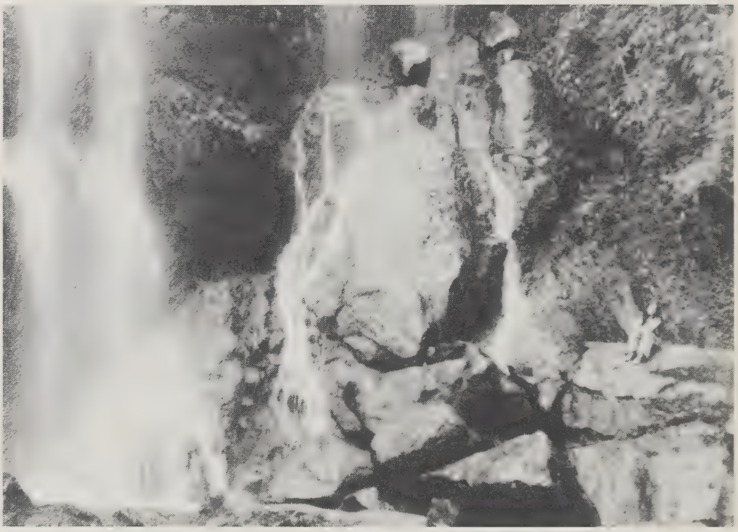


Abb. 6: Wasserfall „Vélo da Noiva".

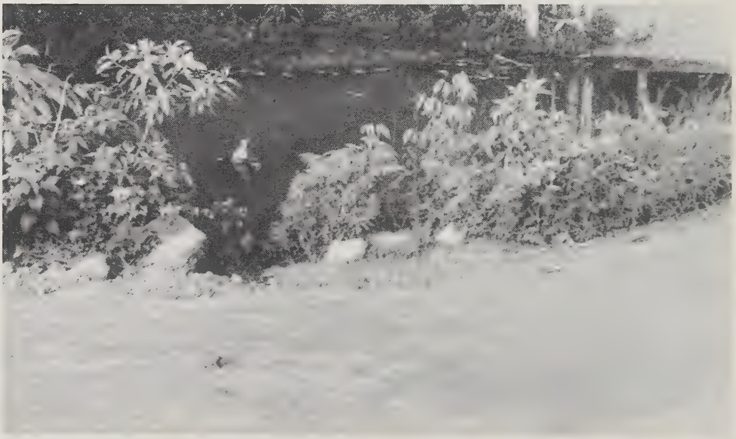


Abb. 7: Künstlich angelegter Teich im Parque Nacional.

Abb. 8: Der gleiche Teich wie in Abb. 7 aus größerer Nähe. Die milchige Trübung des Wassers ist zu erkennen.

Eine Probe des Bachwassers, entnommen am 16. Juni 1974, zeigte folgende Werte:

Sinnesprüfung:	
Durchsichtigkeit	klar
Bodensatz	ohne
Farbe	o. B.
Geruch	leicht moderig
Ergebnis der chemischen Analyse:	
Nitrat-Ion (NO_3^-)	3,5 mg/l
Nitrit-Ion (NO_2^-)	0,03 mg/l
Ammonium-Ion (NH_4^+)	0,1 mg/l
Phosphat-Ion (PO_4^{---})	0,2 mg/l
Chlorid-Ion (Cl^-)	5,7 mg/l
Sulfat-Ion (SO_4^{--})	0,0 mg/l
Oxydierbarkeit — $KMnO_4$-Verbrauch	0,6 mg/l
Elektr. Leitfähigkeit	19 μS
pH-Wert	6,2
(M-)Alkalität	0,2 ml n HCl/l
Karbonathärte	0,6 °d
Nichtkarbonathärte	0,2 °d
Gesamthärte	0,8 °d
Eisen-Ion (Fe^{++})	0,0 mg/l
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,0 mg/l

Es liegt ein deutlich saures(!), weiches, auffallend mineralarmes Wasser vor. Die Werte deuten auf ein Gestein mit sehr wenig löslichen Mineralien (wie es zum Beispiel bei Graniten der Fall ist). Das Wasser hat sicherlich wenig autochthone Fischnahrung. Die adulten Fische sind sicher zum Teil auf Anflugnahrung angewiesen. Diese wird hinter Steinen im Turbulenzschatten (Totwasser, s. Ambühl 1960) und in Stillwasserzonen zusammengespült und sinkt zum Teil zum Boden ab, wo sie auch von Welsen, die ohne Schabemäuler sind, gefressen wird. Die geringe Oxydierbarkeit deutet auf ein sehr reines Wasser ohne organische Belastung hin. Der geringe Mineralgehalt spricht für eine Speisung der Bäche durch Regenwasser. Nitrat-, Nitrit-, Ammonium- und Phosphatgehalt sprechen für einen Abbau von organischem Material (z. B. Pflanzenresten). In der Nähe der Bachufer und an den Ufern zwischen den Felsbrocken gedeiht eine zum Teil dichte Niedrigvegetation, durch die an Regentagen feine Wasserzuflüsse hindurchsickern und feines, zergehendes Pflanzenmaterial mitführen. Der Phosphatgehalt deutet darauf hin, daß von den Bächen irgendwo ein Phosphatlager angeschnitten und ausgeschwemmt wird. Das Wasser müßte zudem ein augezeichnetes Algenwachstum ermöglichen. Tatsächlich sind viele untergetauchte Steine dicht mit Algen bewachsen, besonders auch an ruhigen Fließstellen (s. Abb. 5). Dieser Algenbewuchs gibt den Welsarten mit Schabemäulern eine gute Nahrungsbasis. Und hier zwischen den kurzen, dichten Algenfäden mag auch eine gewisse Quantität von Mikronahrung für die kleinsten Jungfische vorhanden sein.

Eine Wasserprobe aus dem milchig trüben Wasser des Teiches im Parque Nacional ergab fast dieselben Werte und braucht daher hier nicht aufgeführt zu werden.

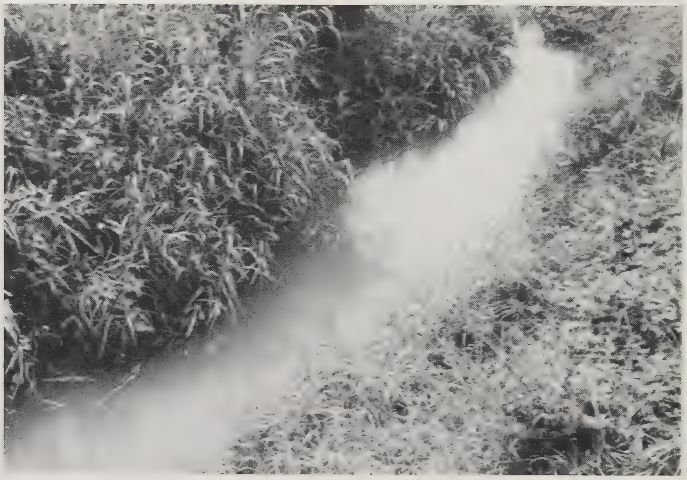


Abb. 9: Lehmtrüber Bach im flachen Wiesengelände bei der Ortschaft Engenheiro Passos.

In einem Bach benachbart zum Rio Campo Belo wurde im Flachland vor der unteren Stufe des Küstengebirges bei der Ortschaft Engenheiro Passos (13 km westlich von der Ortschaft Itatiaia, s. Abb. 1 und 2) intensiv mit großen Keschern und einem engmaschigen Zweimann-Zugnetz gefischt. Der Bach fließt hier im flachen Wiesengelände an den meisten Stellen ruhig ohne sichtbare Turbulenzen in mittlerer Geschwindigkeit (Abb. 9). Der Bachboden besteht zumeist aus glatten Lehmbänken, über denen hier und da wenig ausgedehnte Steinpartien (Steine meist unter Fausgröße) lagern. Mancherorts fließt der Bach — meist an flachen Stellen — zügiger, und hier sieht man auf der Wasseroberfläche markiert kleine, rasch sich bewegende Turbulenzen, aber ohne Blaseneintrag (Abb. 10). Wir konnten in unserem Befischungsbereich keine submersen Wasserpflanzen feststellen. Das Ufer ist steil und meist ein klein wenig unterkehlt. Fast überall hängt das Gras in das Uferwasser hinein und gibt den Kleinfischen Unterschlupf und Verstecke.

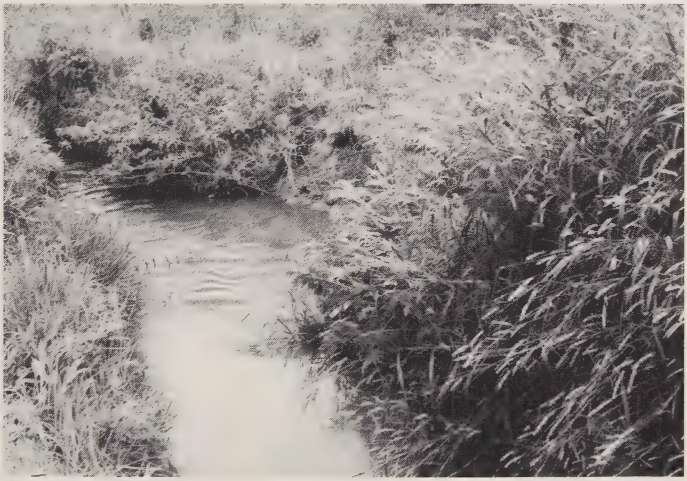


Abb. 10: Der gleiche Bach wie in Abb. 9 an einer flacheren Stelle (Turbulenzen an der Oberfläche).

Die Wasserwerte dieses Baches, entnommen am 19. Juni 1974, waren folgende:

Sinnesprüfung:	
Durchsichtigkeit	opal
Bodensatz	wenig bräunlich
Farbe	schwach gelblich
Geruch	o. B.
Ergebnis der chemischen Analyse:	
Nitrat-Ion (NO_3^-)	2,7 mg/l
Nitrit-Ion (NO_2^-)	0,0 mg/l

Ammonium-Ion (NH_4^+)	0,0 mg/l
Phosphat-Ion (PO_4^{---})	Spuren
Chlorid-Ion (Cl^-)	4,3 mg/l
Sulfat-Ion (SO_4^{--})	0,0 mg/l
Oxydierbarkeit — $KMnO_4$-Verbrauch	3,2 mg/l
Elektr. Leitfähigkeit	17 μS
pH-Wert	6,4
(M-)Alkalität	0,2 ml n HCl/l
Karbonathärte	0,6 °d
Nichtkarbonathärte	0,2 °d
Gesamthärte	0,8 °d
Eisen-Ion (Fe^{++})	Spuren
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,0 mg/l

Es liegt ein saures, sehr weiches Wasser vor. Vorhanden ist Nitrat; Phosphat und Eisen sind in Spuren nachweisbar. Das Phosphat ist wahrscheinlich aufgrund des Algenwachstums fast verbraucht.

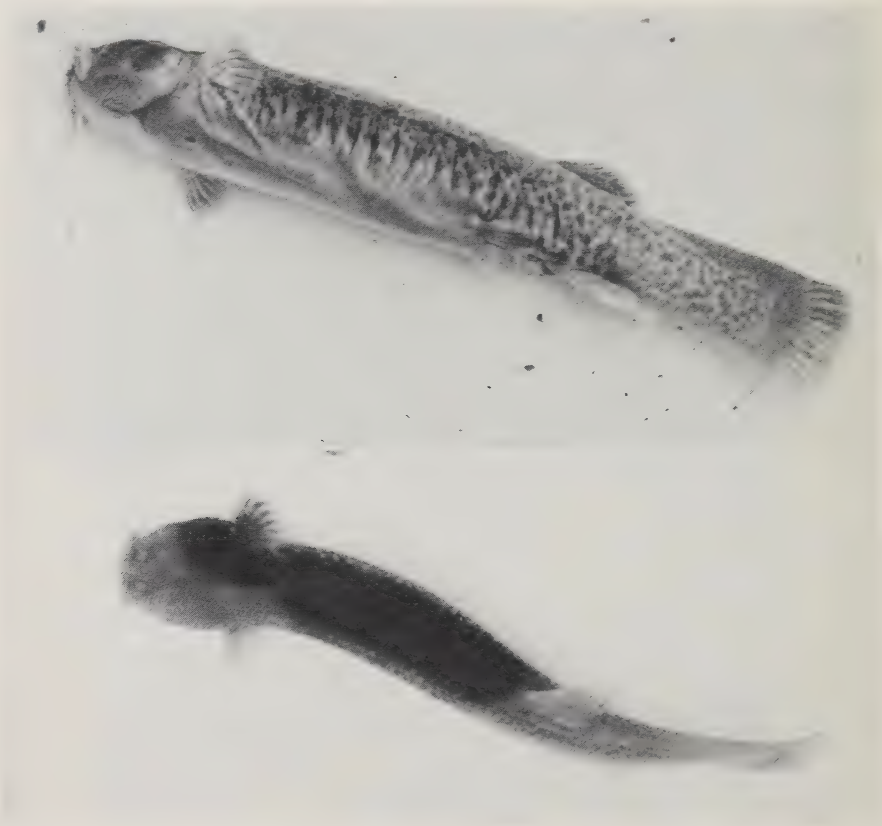


Abb. 11: *Trichomycterus brasiliensis*, Exemplar von 14,5 cm Gesamtlänge, in Vertrolateral- und Dorsalansicht.

Die häufigsten und charakteristischen Fischarten der Bäche im Gebirge

In der Gebirgsregion des Campo Belo und seiner Zuflüsse, auch z. B. des Rio Taquaral, kommen verhältnismäßig wenige Fischarten vor; es dominieren die Welse der Familie Trichomycteridae [= Pygidiidae] (Gattungen *Trichomycterus* und *Pygidium*). Dies war zu erwarten, denn man weiß seit vielen Jahrzehnten, daß gerade diese Familie und ihre Verwandten in den Seen und Hochgebirgsflüssen der Hochländer Südamerikas in mehreren Arten vorkommen. Eigenmann (1942) schreibt in Bezug auf die Unterfamilie der Trichomycterinae: ”Fishes of the highlands and scantily dispersed into adjacent lowlands, rarely down to near sea-level. Next to *Orestias* the dominant fishes of the high Andes.” So ist *Trichomycterus rivulatus* (Val. 1846) typisch für den Titicaca-See.

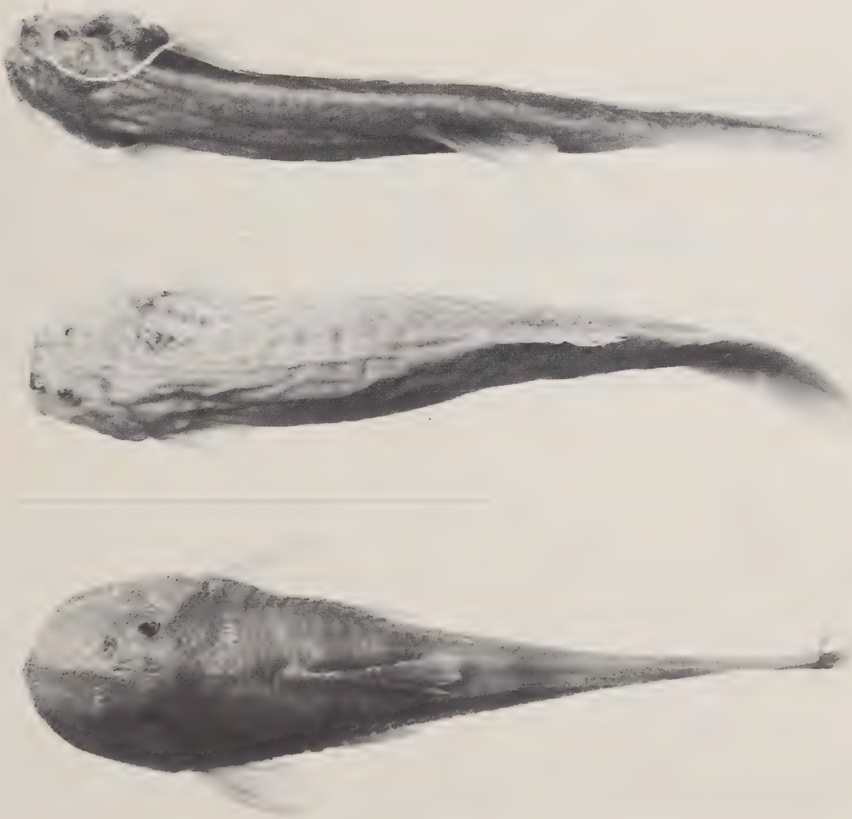


Abb. 12: *Trichomycterus quechuorum*, 6,3 cm (oben); *Trichomycterus* cf. *fassli*, 7,2 cm (Mitte); *Chaetostomus* cf. *anomalus*, 6,3 cm.

Im Rio Campo Belo und seinen Zuflüssen in der Gebirgsregion wurde *Trichomycterus brasiliensis* Reinhardt 1873 (Abb. 11) in einer Serie von Exemplaren von mir gefangen und damit nachgewiesen. Des weiteren fing ich unter größten Schwierigkeiten jeweils mehrere Exemplare von *Trichomycterus quechuorum* (Steindachner 1902) (Abb. 12, oben) und *Trichomycterus* cf. *fassli* (Steindachner 1915) (Abb. 12, Mitte). *Trichomycterus* und *Pygidium* sind „die Schmerlen (Cobitidae) Südamerikas", der deutsche Name „Schmerlenwelse" ist gut gewählt. Sie sind schlüpfrig wie ein Aal: über der glatten, nackten Haut ist die Schleimschicht sehr kräftig ausgebildet. Diese Schlüpfrigkeit, verbunden mit einer kompletten Schlängelfähigkeit, kommt ihnen am Boden im Lückensystem zwischen den Steinen, wo sie angeschwemmte Nahrung erwarten können, sehr zustatten; insofern sind sie für eine Gebirgsbachregion praeadaptiert. Ich sah häufig *Trichomycterus* zwischen den Steintrümmern des Bodens dahingleiten. Dabei gewann ich den Eindruck, daß sie die strömungsstärksten Stellen mieden. Das Gleiche beobachtete ich bei *Chaetostomus* cf. *anomalus* (Abb. 12, unten).

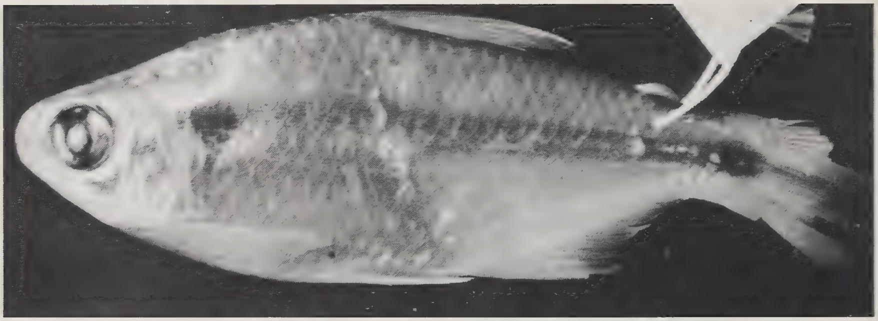


Abb. 13: *Astyanax scabripinnis*, 9,6 cm.

Sehr bemerkenswert war der Fang einer Serie des Characiden *Astyanax scabripinnis* (Jenyns 1842) (Abb. 13) in diesen schäumenden Gebirgsbächen mit ihrem klaren Wasser. Diese Art fand ich auch im Flachland bei Engenheiro Passos und 1979 in einem Quellgewässer in der Nähe der Wasserfälle von Iguaçu (Nordargentinien) in klarem Wasser, aber ohne Gebirgscharakter. *Astyanax scabripinnis* ist sicherlich sekundär in den Gebirgsbachregionen des Campo Belo zu Hause. Wir fischten ihn dort an ruhigen Stellen über den Steinen (Stellen wie in Abb. 5). In der Körperform, die noch ganz dem gewohnten *Astyanax*-Habitus entspricht, und der Flossenausgestaltung haben sich noch keine Veränderungen in Anpassung an die spezielle Umwelt des reißenden Gebirgsbachs herausgebildet. Es ist ichthyogeographisch sehr interessant, daß ein Vertreter der weitverbreiteten Gattung *Astyanax* bis in die Gebirgsbachregion hinaufgeht und dort offensichtlich eine eigene Population bildet.

In dem Teich mit seinem milchig trüben Wasser fing ich nur eine Fischart, nämlich *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel 1868) aus der ovoviviparen Familie der Poeciliidae (Abb. 14). Ein Bild von einem Weibchen dieser Art siehe in Lüling 1976, Abb. 18. Diese kleine Fischart ist sicherlich aus der Ebene hier in den Teich eingesetzt worden. Es ist unwahrscheinlich, daß sie in die Gebirgs-

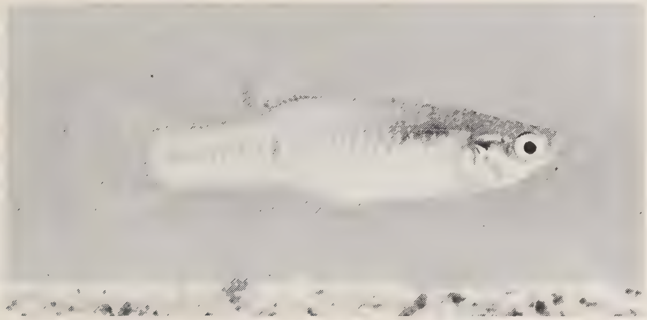


Abb. 14: *Phalloceros caudimaculatus*, Männchen von 4,9 cm Gesamtlänge.

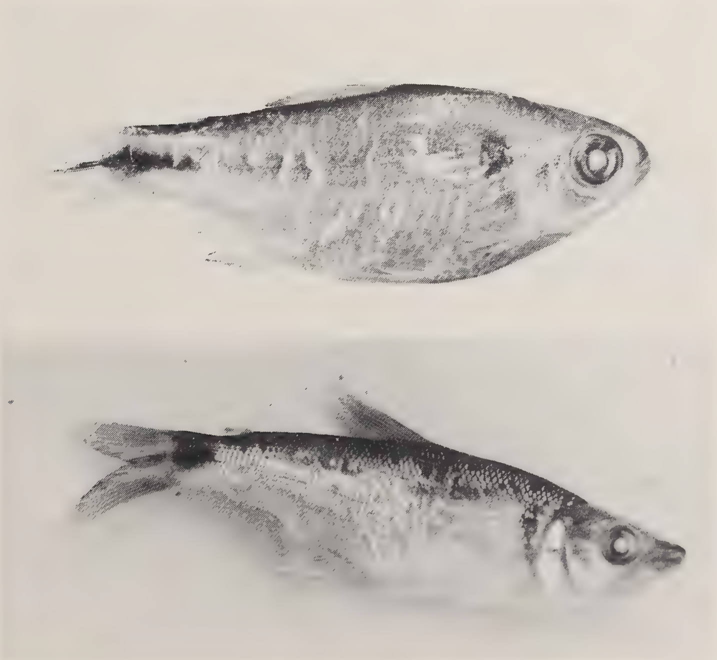


Abb. 15: *Astyanax taeniatus*, kleines Exemplar von 4,4 cm Gesamtlänge (oben); *Oligosarcus (Acestrorhynchus) hepsetus*, 10,5 cm.

bachregion hinaufgestiegen ist. Völlig ausgeschlossen ist dies allerdings nicht, denn ich konnte die gleiche Art bereits 1970/71 im Orelgebirge, ebenfalls im Hinterland von Rio de Janeiro, in den „Vales São Fernando" in einem lehmtrüben, turbulenzreichen Bach reichlich erbeuten (Lüling 1974). Auch im Teich des Parque Nacional do Itatiaia erbeuteten wir diesen Poeciliiden aus großen Schwärmen.

In diesem Teich waren vor 1974 auch einige europäische Karpfen *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758 ausgesetzt worden. Sie wurden damals nicht zusätzlich regelmäßig gefüttert, und es hatte den Anschein, daß sie nur langsam heranwuchsen. Wahrscheinlich verursachten sie durch ihr Gründeln am weichen Boden die beobachtete Trübung des Wassers.

Eine riesige Kaulquappe des großen Frosches *Megaelosia goeldii* (Baumann 1912) erbeutete ich im Rio Campo Belo (Gebirgsregion) an einer ruhigeren Fließstelle über den Steinen.

Die häufigsten und charakteristischen Fischarten des Baches im Flachland

In dem Bach in der Nähe der Ortschaft Engenheiro Passos am Fuße des Gebirges im Flachland mit seiner deutlich verlangsamten laminaren Strömung gibt es einige häufige und charakteristische Fischarten mehr als in den Gebirgsbachregionen. Es dominieren im untergetauchten Grasgewirr der meist etwas

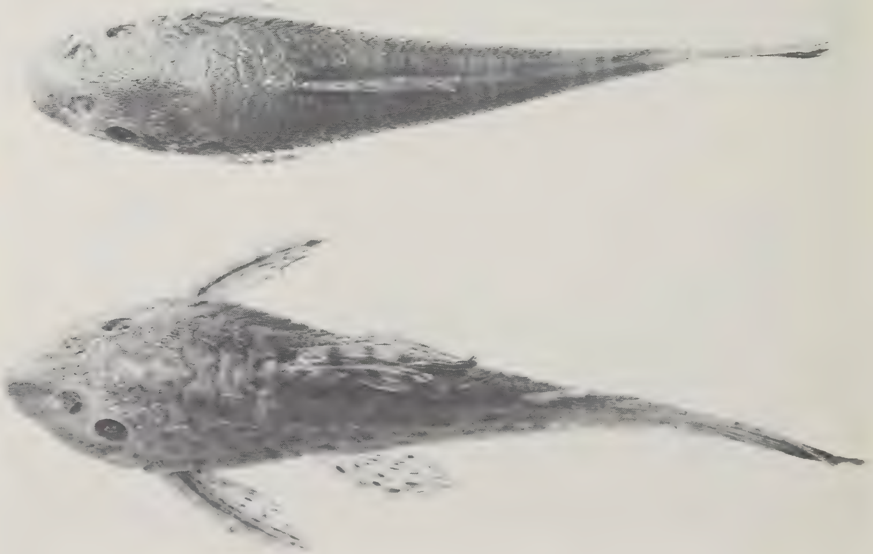


Abb. 16: *Otocinclus* spec., 4,5 cm (oben); *Plecostomus* spec., 8,1 cm.

ausgekehlten Uferpartien eine oder zwei Welsarten der Gattung *Otocinclus* (Abb. 16, oben) und im freien Bachwasser, aus dem keine Steine mehr herausragen, der Schwarmfisch *Astyanax taeniatus* (Jenyns 1842) (Abb. 15, oben). Auch *Astyanax scabripinnis* kommt, wie oben erwähnt, hier vor. Die untergetauchten Gräser bieten *Otocinclus* Schutz und Abweidemöglichkeiten. Am Ufer und in Ufernähe raubt der ichthyophage *Oligosarcus (Acestrorhynchus) hepsetus* (Cuvier 1817) (Abb. 15, unten). Aus der Unterfamilie der Nannostomatinae ging mir eine Art, *Characidium* cf. *oiticicai* Travassos 1967 (Abb. 17, oben; siehe auch Géry 1977), ins Netz. Weiterhin fing ich hier den Characiden *Astyanax* (*Astyanax*) *fasciatus parahybae* Eigenmann 1908 (s. Géry 1977).

Als Vertreter der Gattung *Plecostomus* erbeutete ich nur eine nicht näher bestimmte Art (Abb. 16, unten). Diese konnten wir am sichersten fangen, wenn wir mit der bleibewehrten Unterkante des Zweimann-Zugnetzes gründlich über die Steinpartien am Boden hinwegglitten. Aus Beobachtungen an verschiedensten Klarwasserbächen auf der untersten Stufe der südamerikanischen Gebirge weiß ich, daß die Vertreter der Gattung *Plecostomus* sich vornehmlich über den Geröllbänken aufhalten und dort auf den Steinen mit „zuckenden" Bewegungen ihre Nahrung suchen. Dort deponieren sie auch ihre Eierballen aus mittelgroßen, knapp 1½ mm großen Eiern, die im frühen Embryonalstadium klar gold-

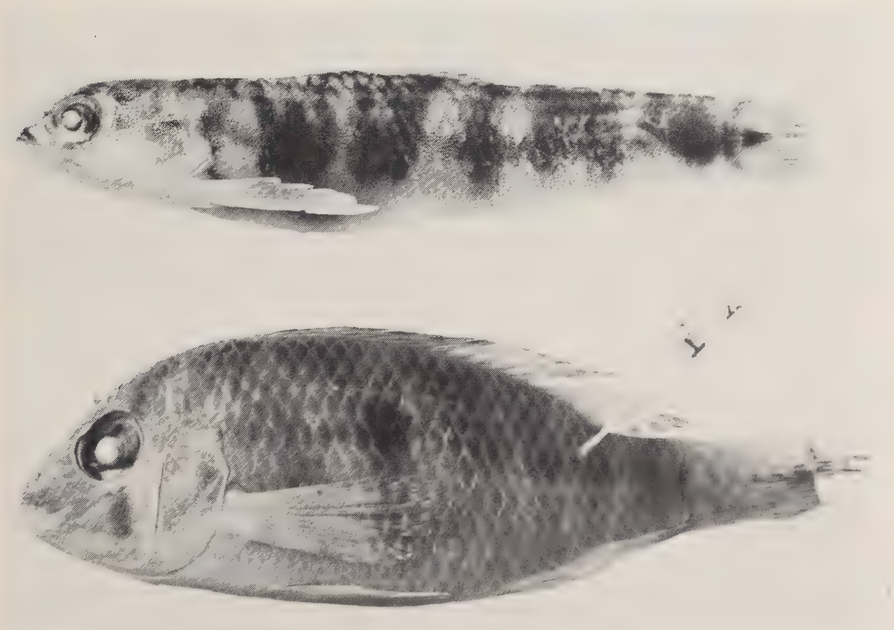


Abb. 17: *Characidium* cf. *oiticicai*, Exemplar unter 3 cm Gesamtlänge (oben); *Aequidens geayi*, 7,5 cm.

farbig, leicht durchsichtig sind. Diese meist 1½ daumennagelgroßen Eierballen habe ich oft von faustgroßen Steinen der Geröllbänke gelöst.

Vertreter der Trichomycteridae konnte ich hier nicht fangen. Ein weiterer, offensichtlich nicht seltener und damit charakteristischer Fisch in dem milchig trüben Bach ist der Cichlide *Aequidens geayi* (Pellegrin 1902) (Abb. 17, unten). Detallierte taxonomische Angaben über einige meiner hier gefangenen Characiden brachte schon Géry 1977.

Der Bach Capivari (Ostbrasilien)

Biotopbeschreibung

Dieser Bach fließt mit insgesamt zügiger Strömungsgeschwindigkeit durch hügeliges Gelände (um 300 m) im ostbrasilianischen Bundesstaat Bahia etwa 5 km von der Ortschaft Cruz das Almas entfernt. Er mündet 3 km südlich der Stadt Cachoeira in den Dunkelwassserfluß Paraguaçu (indianisch „Großes Wasser") (Abb. 18). Der Bach war an den Beobachtungs- und Befischungsplätzen an der Straße nach Cruz das Almas (250 m ü. M.) etwa 7—8 m breit und dort 1,20—1,30 m tief. Es gibt aber auch viele stark verbreiterte Stellen mit flachem

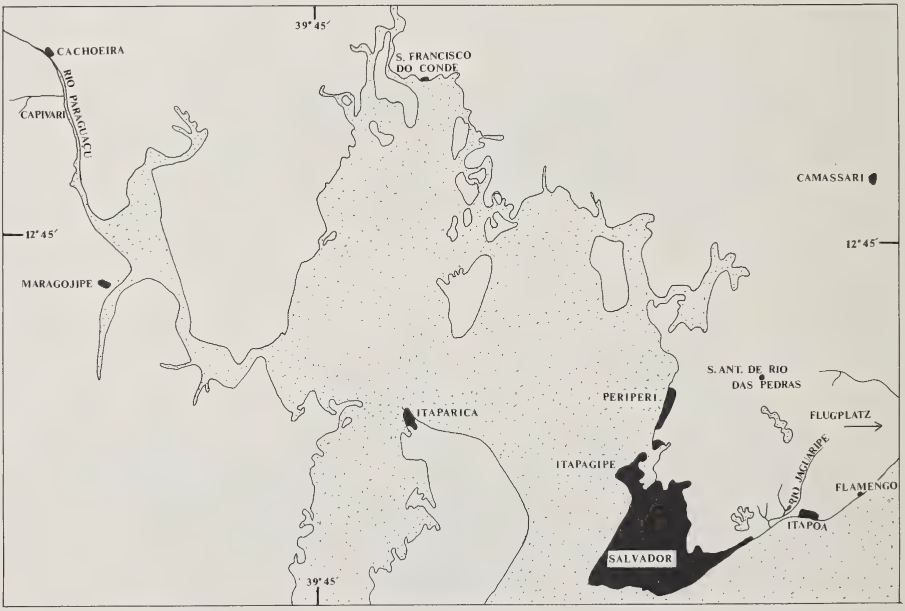

39°45′
CACHOEIRA
RIO PARAGUAÇU
CAPIVARI
S. FRANCISCO DO CONDE
CAMASSARI
12°45′
12°45′
MARAGOJIPE
S. ANT. DE RIO DAS PEDRAS
FLUGPLATZ
PERIPERI
ITAPARICA
ITAPAGIPE
RIO JAGUARIPE
FLAMENGO
ITAPOA
SALVADOR
39°45′

Abb. 18: Umgebung von Salvador de Bahia (= Bahia), Maßstab 1 : 500 000. Oben links die Ortschaft Cachoeira mit dem Rio Paraguaçu und dem kleinen Dunkelwasserbach Capivari. Aus Géry (1977).

Wasser (um die Beobachtungszeit etwa 30—40 cm). Am Ufer der Verbreiterungen ist die Strömung meist nur ganz schwach; oft ist das Wasser dort sogar fast stehend. Die Wasserfarbe ist deutlich teefarben, an tiefen Stellen geradezu schwarz wirkend (Abb. 19).

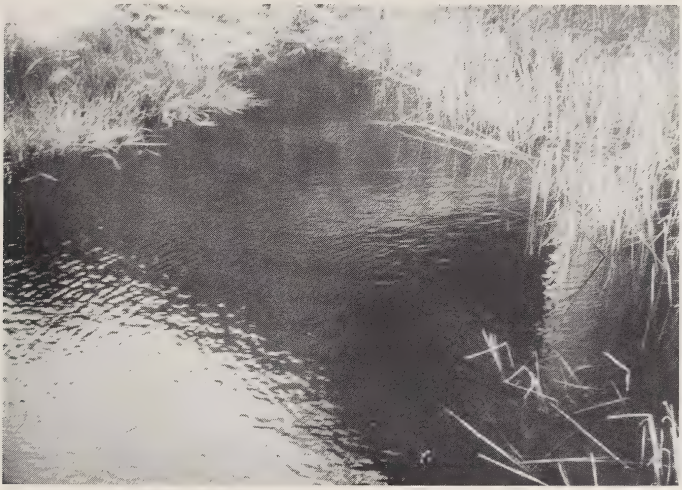


Abb. 19: Der Bach Capivari an einer verbreiterten, aber ziemlich tiefen Stelle. Man erkennt trotz der Spiegelung, daß es sich hier um Dunkelwasser handelt.

An manchen verengten Stellen ist der Bach tief in das Wiesengelände eingeschnitten. Seitlich der Straße nach Cruz das Almas grenzt der Bach mit seinem rechten Ufer an ein weitgedehntes Sumpfgelände, das unmittelbar zum Bach hin in ein dichtes Gelege von *Cyperus* spec. übergeht, welches an ruhigen Stellen auch etwas in den Bach hineingeht. Weiter vom Bach entfernt finden sich Viehweiden mit hohen Grasbüscheln und grasenden Zebu-Rindern.

An verbreiterten Stellen des Baches dehnen sich auf der dort ruhigen Wasseroberfläche die Schwimmblätter von *Nymphaea* cf. *tuberosa* Paine aus. Dort auf der Oberfläche beobachtet man auch *Salvinia rotundifolia* Linnaeus. An verbreiterten Stellen sieht man auch kleine *Cyperus*-Inseln mitten im Wasser. In diesem Bach flottieren die feingliedrigen Büschel von *Najas* spec., durchsetzt von zahlreichen Polstern von Fadenalgen.

Dünnes, ins Wasser hängendes Ufergeäst und ins Wasser hängendes Gras ist überzogen von einer feinen Schicht von Eisenhumus. Das teefarbige, an ruhigen Flachstellen ganz transparente Wasser und davor der rötlich braune Saum von Eisenhumus ist sehr charakteristisch für diesen Bach.

Eine Wasserprobe, entnommen am 4. Juli 1974, zeigte folgende Werte:

Sinnesprüfung:	
Durchsichtigkeit	klar
Bodensatz	ohne
Farbe	gelblich
Geruch	o. B.
Ergebnis der chemischen Analyse:	
Nitrat-Ion (NO_3^-)	3,5 mg/l
Nitrit-Ion (NO_2^-)	0,08 mg/l
Ammonium-Ion (NH_4^+)	0,6 mg/l
Phosphat-Ion (PO_4^{---})	0,0 mg/l
Chlorid-Ion (Cl^-)	191,7 mg/l
Sulfat-Ion (SO_4^{--})	0,0 mg/l
Oxydierbarkeit — $KMnO_4$-Verbrauch	13,2 mg/l
Elektr. Leitfähigkeit	639 μS
pH-Wert	7,2
(M-)Alkalität	1,0 ml n HCl/l
Karbonathärte	2,8 °d
Nichtkarbonathärte	2,0 °d
Gesamthärte	4,8 °d
Eisen-Ion (Fe^{++})	0,1 mg/l
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,0 mg/l

Es liegt ein weiches, neutrales Wasser vor, dessen Härte fast zu gleiche Teilen aus Karbonathärte und Nichtkarbonathärte besteht. Vorhanden sind Stickstoffverbindungen und Eisen. Sulfat und Phosphat liegen unter der Nachweisgrenze (Phosphatgehalt unter 0,03 mg/l). Der Kaliumpermanganatverbrauch deutet auf organische Inhaltsstoffe hin. Gegen die Annahme eines Schwarzwassers spricht jedoch der pH-Wert.

Die häufigsten und charakteristischen Fischarten

Im Bach Capivari dominiert der Salmler (Characidae) *Hyphessobrycon piabinhas* Fowler 1941 (Abb. 21) zusammen mit dem Guppy *Poecilia reticulata* (Peters 1859) (Abb. 20, oben). *P. reticulata* sieht man in dichten Schwärmen in Ufernähe in strömungsschwachem Wasser umherziehen. Diese Art ist auch hier nicht bodenständig, sondern früher einmal — wahrscheinlich zur Mückenbekämpfung — ausgesetzt worden. Ich vermutete 1974, als ich die ersten Tiere fing, es habe sich hier eine Zwergform herausgebildet. Inzwischen aber weiß ich, daß die Guppys, die an den verschiedensten Stellen im tropischen und subtropischen Südamerika angesiedelt sind, weit kleiner sind als ihre unter Menschenhand herausgekreuzten Aquarien-Nachfahren — von der Beflossung ganz abgesehen. *Hyphessobrycon piabinhas* ist auch ein Schwarmfisch; er zieht mit großer Agilität im Schwarm an allen Stellen des Baches entlang. Auffallend war, daß sehr viele Tiere auf der Haut dunkle Knötchen besaßen (Abb. 21). Die Ursache dieser pathologischen Erscheinung ist mir unbekannt.

Häufig ist auch der Characide *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus bahien-*

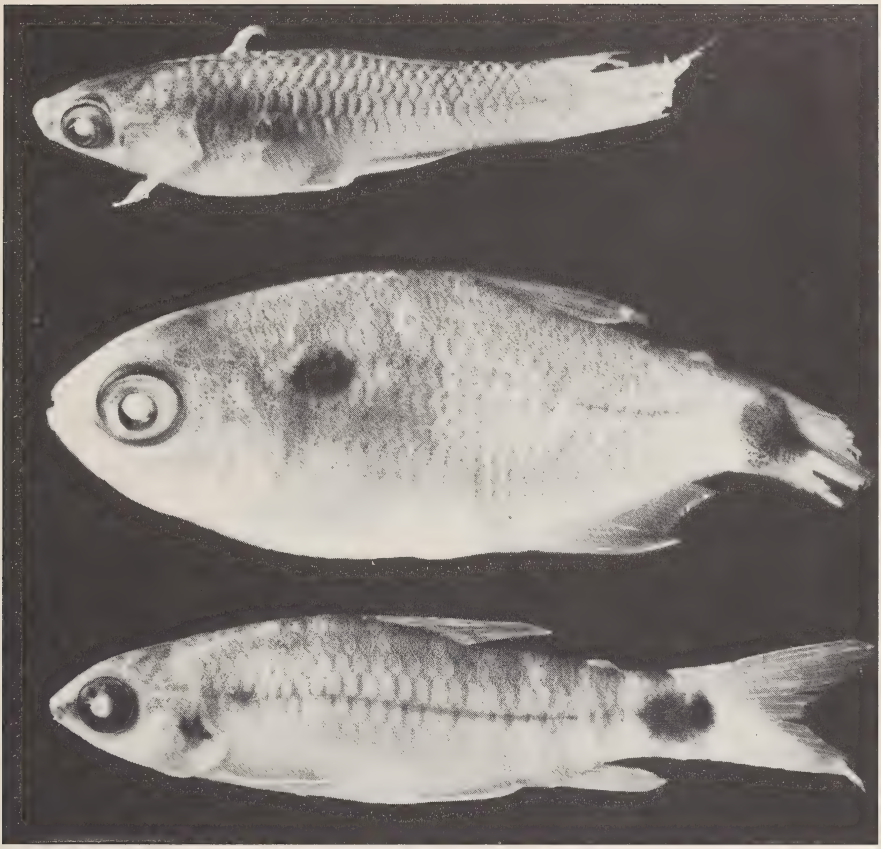


Abb. 20: *Poecilia reticulata*, ♀ juv., 2,8 cm (oben); *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus bahiensis*, juv., 3,0 cm (Mitte); *Jobertina bahiensis*, 2,0 cm.

sis (Steindachner 1876) (Abb. 20, Mitte). Auch er zieht im Schwarm durch den Bach und schießt pfeilschnell unter das Ufergesträuch und die Wasserpflanzen, sobald nur der geringste Schatten auf die Wasseroberfläche fällt. *Jobertina bahiensis* (Almeida 1971) (Abb. 20, unten) ist der dritte Vertreter der artenreichen Familie der Characiden, den ich hier fing.

Alles in allem hatte ich in diesem dunklen Bach mehr Fischarten erwartet, zumal ich auch hier sehr intensiv fischte.

Zusammenfassung

In dieser Arbeit werden die Fischarten in der Gebirgsregion des Baches Campo Belo und seiner Nebenbäche in der Serra do Itatiaia (Südostbrasilien) und die eines Baches im

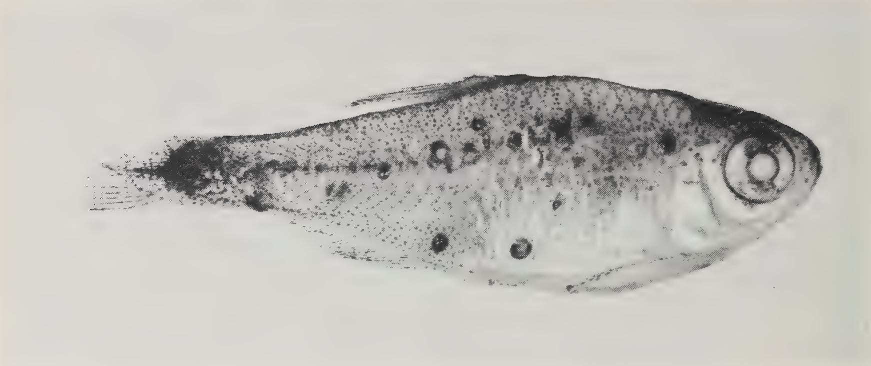


Abb. 21: *Hyphessobrycon piabinhas*, 28,5 cm, mit dunkel pigmentierten Knötchen auf der Haut.

Flachland am Fuße dieses Gebirges dargestellt, ferner die Arten des Baches Capivari im brasilianischen Bundesstaat Bahia, der südlich der Stadt Cachoeira in den Paraguaçu mündet.

Die häufigsten und charakteristischen Fischarten sind: in der Gebirgsregion der Serra do Itatiaia *Trichomycterus brasiliensis*, *Trichomycterus quechuorum*, *Trichomycterus* cf. *fassli*, *Chaetostomus* cf. *anomalus*, *Astyanax scabripinnis* und (in einem künstlich angelegten Teich neben dem Bach) *Phalloceros caudimaculatus*; im Flachland am Fuße der Serra do Itatiaia *Otocinclus* spec., *Astyanax taeniatus*, *Astyanax scabripinnis*, *Oligosarcus (Acestrorhynchus) hepsetus*, *Astyanax* (*Astyanax*) *fasciatus parahybae*, *Characidium* cf. *oiticicae*, *Plecostomus* spec. und *Aequidens geayi*; im Bach Capivari *Hyphessobrycon piabinhas*, *Poecilia reticulata*, *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus bahiensis* und (weniger häufig) *Jobertina bahiensis*.

Die ökologisch-wasserchemischen Verhältnisse der Bäche werden im einzelnen dargestellt. Der Campo Belo und seine Nebenbäche haben ein deutlich saures, auffallend mineralarmes Wasser; die Oxydierbarkeit ist gering (reines Gebirgswasser); Nitrat-, Nitrit-, Ammonium- und Phosphatgehalt sprechen für einen Abbau von organischem Material; ein gutes Algenwachstum ist vorhanden. Bei dem Bach am Fuße der Serra do Itatiaia liegt ein saures und sehr weiches Wasser vor; Nitrat ist vorhanden, Phosphat und Eisen nur in Spuren; das Phosphat ist wahrscheinlich aufgrund des Algenwachstums fast verbraucht. Das dunkle Wasser des Baches Capivari ist weich und neutral; Stickstoffverbindungen und Eisen sind vorhanden, dagegen liegen Sulfat und Phosphat unter den Nachweisgrenzen; die Oxydierbarkeit deutet auf organische Belastung hin.

Summary

In this paper the fish species of the mountainous region of the small river Campo Belo and its tributaries in the Serra do Itatiaia (southeastern Brazil) are treated as well as those living in a comparable small river situated in the plains close to the foothills of the same mountain range; the same is done for the fish species of the Capivari stream in the Brazilian federal state of Bahia, which runs into the Paraguaçu south of the city of Cachoeira.

The commonest and most characteristic fish species are: in the mountain range, *Trichomycterus brasiliensis*, *Trichomycterus quechuorum*, *Trichomycterus* cf. *fassli*, *Chaetostomus* cf. *anomalus*, *Astyanax scabripinnis*, and (in an artificial pond close to the river) *Phalloceros caudimaculatus*; in the plains close to the mountains, *Otocinclus* spec., *Astyanax taeniatus*, *Astyanax scabripinnis*, *Oligosarcus (Acestrorhynchus) hepsetus*, *Astyanax* (*Astyanax*) *fasciatus parahybae*, *Characidium* cf. *oiticicae*, *Plecostomus* spec., and *Aequidens geayi*; in the Capivari, *Hyphessobrycon piabinhas*, *Poecilia reticulata*, *Astyanax (Poecilurichthys) bimaculatus bahiensis*, and (less common) *Jobertina bahiensis*.

The ecological and waterchemical relations are described in detail. The Campo Belo and its tributaries have a distinctly acid water poor in minerals; the oxydability is low (pure mountain water); the contents of nitrate, nitrite, ammonium and phosphate argue for a decomposition of organic material; a good algae growth is present. As for the stream in the plains close to the Serra do Itatiaia there is acid and rather soft water; nitrate is present, phosphate and iron, however, only in small traces; the phosphate is likely to be consumed by algae growth. The dark water of the Capivari is soft and neutral; nitrogen and iron are present whereas sulphate and phosphate lie beneath the limits of possible records; the oxydability indicates organic burdening.

Literatur

Ambühl, H. (1960): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor (Physikalische, biologische und physiologische Untersuchungen über Wesen und Wirkung der Strömung in Fließgewässern). — Schweiz. Z. Hydrol. 21 (1): 132—264.

Eigenmann, C.H. (1905—1911): The freshwater fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. — Rep. Princeton Univ. Exped. Patagonia 1896—1899, Zool. 3 (Part 3). Princeton, N.J., & Stuttgart (Schweizerbart).

— & W.R. Allen (1942): Fishes of Western South America. — University of Kentucky, Lexington. (Kap. über die Unterfamilie Pygidiinae, S. 150.)

Géry, J. (1977): Scientific results of the Brasilian-Peru Expedition Dr. K.H. Lüling 1974. Notes on certain characoid fishes (order Cypriniformes) from eastern and southeastern Brazil. — Bonn. zool. Beitr. 28 (1/2): 122—134.

Hutchinson (1939): Ecological observations on the fishes of Kashmir and Indian Tibet. — Ecol. Monogr. 9 (2): 145—183.

Lüling, K.H. (1972): Wissenschaftliche Ergebnisse der Südamerika-Forschungsreise Dr. K.H. Lüling 1970/71. *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Poeciliinae) und seine Begleitfische in der Provinz Buenos Aires, Argentinien. — Bonn. zool. Beitr. 23 (2): 152—160.

— (1974): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition Dr. K.H. Lüling 1970/71. Der Rio Magé-Roncador und seine charakteristischen Fische vor der Einmündung in die Bucht von Rio de Janeiro nebst einer kurzen Notiz über einen Bach im Orelgebirge (Südostbrasilien). — Zool. Anz. 193 (3/4): 193—205.

— (1975): Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Bolivien-Expedition Dr. K.H. Lüling und der Peru-(Amazonas-Ucayali)-Expeditionen 1959/60 und 1970. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen an der Yarina Cocha, in der Umgebung von Pucallpa und am Rio Pacaya (mittlerer und unterer Ucayali, Ostperu). — Zool. Beitr. N. F. 21 (1): 29—96.

— (1976): Der untere Jaguaripe vor der Mündung in den Atlantik (Gezeitenzone) und seine charakteristischen Fische (Salvador-Bahia, Ostbrasilien). — Zool. Anz. 197 (5/6): 335—355.

— (1979 a): Wissenschaftliche Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K.H. Lüling 1974. Weitere Untersuchungen am Rio Magé-Roncador und seinen charakteristischen

Fischen vor der Einmündung in die Bucht von Rio de Janeiro (Südostbrasilien). — Zool. Anz. 203 (1/2): 99—113.

— (1979b): Wissenschaftliche Ergebnisse der Brasilien-Peru-Expedition Dr. K.H. Lüling 1974. Weitere ichthyologische und gewässerkundliche Untersuchungen und Beobachtungen an der Yarina Cocha (mittlerer Ucayali, Ostperu). — Zool. Beitr. N. F. 24 (3): 417—436.

— (1984/85): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Uruguay-Expedition Dr. K.H. Lüling 1979. Ichthyologische und gewässerkundliche Beobachtungen und Untersuchungen am oberen Paraná bei Monte Carlo (Prov. Misiones, Argentinien). — Zool. Anz., im Druck.

MacDonagh, E.J. (1938): Contribución a la sistematica y etología de los peces fluviales argentinos. — Rev. Museo La Plata, Zool., N. S. 1: 119—205. (Kap. Pygididae.)

Wickler, W. (1972): Verhalten und Umwelt. — Hamburg (Hoffmann & Campe). (Kap. Zur Biologie der Schmerlen, S. 38—54, und Die Gastromyzonidae, S. 55—56.)

Anschrift des Verfassers: Dr. K.H. Lüling, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Ein neuer Rivuline aus Peru: *Pterolebias rubrocaudatus* (Pisces: Atheriniformes: Cyprinodontidae)

von

LOTHAR SEEGERS

Im April 1981 bereisten Herr Kurt Elgner, Altenbeken, und Herr Erwin Lenkenhoff, Paderborn, das Land Peru. Unter Mithilfe eines einheimischen Freundes fanden sie bei Puerto Maldonado am östlichen Fuß der Cordilleren im Einzug des Rio Madre de Dios, einem Zufluß des Rio Beni, unter anderem zwei bis dahin unbekannte Rivulinen.

Es zeigte sich im Laufe der Untersuchungen, daß die eine dieser beiden Arten zur Gattung *Pterolebias* Garman, 1895 gehört, die andere Art, die mit bis über 15 cm Länge recht groß werden kann, ist entweder ebenfalls eine *Pterolebias*-Art oder steht dieser Gattung zumindest sehr nahe. Entsprechende Untersuchungen sind zur Zeit noch nicht abgeschlossen. Die kleinere und eindeutig zur Gattung *Pterolebias* zählende Art soll nachfolgend beschrieben werden.

Leider sind die beiden zur Verfügung stehenden Exemplare teilweise beschädigt, worauf im einzelnen noch hinzuweisen ist, doch erhielt ich von Herrn Lenkenhoff ein Diapositiv eines ♂ dieser Art, das am Fundort aufgenommen wurde. Dadurch ist dennoch eine meiner Ansicht nach ausreichende Beschreibung möglich, so daß die Art unverwechselbar wiedererkannt werden kann. In diesem Zusammenhang darf ich auf die freundlicherweise von Herrn R. Wildekamp, Beek en Donk, Niederlande, angefertigte Zeichnung verweisen (Abb. 1). Das Typenmaterial befindet sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

Ich möchte Herrn Lenkenhoff für die Überlassung der konservierten Tiere und der Dias herzlich danken, ebenso Herrn Wildekamp für die Anfertigung der Zeichnung. Herr H. Zetzsche, Senckenberg-Museum Frankfurt a. M., fertigte die Röntgenaufnahmen des Typenmaterials an, Herr Dr. Busse, ZFMK Bonn, übersetzte die Zusammenfassung ins Spanische, auch ihnen sei verbindlich gedankt.

Pterolebias rubrocaudatus n. sp.

Holotypus: ♂ (ZFMK 13.413), Río Tambopata-Gebiet, etwa 7 km von Puerto Maldonado entfernt, Einzug des Río Madre de Dios, Südost-Peru. Leg. K. Elgner und E. Lenkenhoff 25.—28. IV. 1981. Ttl. 43.6 mm, Stdl. 31.5 mm.

Paratypus: ♀ (ZFMK 13.414), zusammen mit dem Holotypus gesammelt. Ttl. 37.8 mm, Stdl. 29.4 mm.

Maße: Siehe Tabelle 1.

Derivatio nominis: Die Art wurde nach der besonderen und auffallenden orangeroten Färbung der Caudalflosse lebender ♂ benannt.

Diagnose: Es handelt sich um die kleinste bisher bekanntgewordene Art aus der Gattung *Pterolebias* Garman, 1895. Sie ist langgestreckt und schlank. Wie bei allen Arten der Gattung ist die Dorsale sehr weit zurückgesetzt und vergleichsweise klein. Die unpaaren Flossen und insbesondere die Caudale sind lang ausgezogen. Das Zeichnungs- und Färbungsmuster der Caudalen ist annähernd symmetrisch, für eine *Pterolebias*-Art ist dieses Merkmal ungewöhnlich.

Beschreibung: D 8—9, A 13—15, die Anzahl der Schuppen in der Seiten- und Transversallinie ist nicht exakt festzustellen, weil die beiden Exemplare beschädigt sind und zahlreiche Schuppen fehlen. Außerdem wurden die Tiere von den Fängern zur Präparation auf ein Brettchen gespießt, wodurch die Seitenlinie beschädigt wurde. Dennoch läßt sich annähernd rekonstruieren, daß die L. 1 etwa 33—34 + 2—3 Schuppen zählen dürfte, während die L. tr. etwa 10—11 Schuppen in der Schrägreihe vom Beginn der Analen nach oben zur Dorsalen hin aufweist, ohne daß diese beiden Werte jedoch mit Exaktheit angegeben werden können. Die Dorsale beginnt etwa über dem 10. bis 11. Strahl der Analen. Der Körper ist langgestreckt und im Verhältnis zur Standardlänge etwas niedriger als bei den bisher beschriebenen Arten, mit Ausnahme von *P. peruensis* Myers, 1954. Wie bei allen Arten der Gattung ist der Hinterkörper hoch gebaut und komprimiert, bei *P. rubrocaudatus* allerdings nicht so auffallend wie bei den größeren Arten. Die Pectoralen sind sehr groß und reichen beim ♂ zurückgelegt bis zur Mitte der Distanz zwischen den Ventralen und der Analen. Der Ansatz der Pectoralen ist relativ breit, wodurch eine verhältnismäßig große Flossenfläche entsteht. Die Ventralen sind nur klein. Dorsale und insbesondere Anale sind nach hinten spitz ausgezogen, die Analstrahlen verlängert, sie reichen an den Körper gelegt über den Ansatz der Caudalen hinaus.

Das ♀ ist etwas kürzer und gedrungener als das ♂, es ist auch insgesamt etwas kleiner. Die Flossen sind nicht so groß ausgeprägt, besonders trifft dies für die Caudale und die Anale zu, die beim ♀ nicht so stark ausgezogen sind. Bei beiden Geschlechtern sind die Augen verhältnismäßig groß, ebenso die Kopflänge, die Schnauze ist kurz, kürzer als der Augendurchmesser. Der Schwanzstiel ist beim ♀ deutlich niedriger als beim ♂. Ob dies individuell bedingt ist oder ein weiteres Merkmal des Geschlechtsdimorphismus, läßt sich anhand des geringen Materials nicht eindeutig belegen, auch wenn letzteres eher anzunehmen ist.

Tabelle 1: Morphometrische und meristische Daten von *Pterolebias rubrocaudatus*. Maße in mm und in % auf die Standardlänge bezogen.

	Holotypus (♂)		Paratypus (♀)	
Gesamtlänge	43,6	138,4	37,8	128,6
Standardlänge	31,5	100,0	29,4	100,0
Körperhöhe	6,2	19,7	6,5	22,1
Kopflänge	8,5	27,0	8,0	27,2
Schwanzstielhöhe	4,9	15,6	3,2	10,9
Augendurchmesser	3,4	10,8	2,7	9,2
Zwischenaugenabstand	5,0	15,9	3,9	13,3
Schnauzenlänge	2,1	6,7	1,8	6,1
Schnauze—Dorsale	22,9	72,7	22,0	74,8
Schnauze—Anale	19,0	60,3	18,9	64,3
Schnauze—Ventralen	16,4	52,1	15,4	52,4
L.l.	ca. 33		ca. 34	
L.tr.	ca. 10		ca. 10	
A	13		15	
D	9		8	
D/A	1/10		1/10	
Schuppen praedorsal	ca. 26		ca. 24	

Färbung in Alkohol (etwa 2 Jahre nach Konservierung der Tiere): Grundfarbe ist ein Gelbbraun, das den Körper des ♂ gleichmäßig überzieht und zum Rücken hin geringfügig dunkler und grauer wird. Eine schwache Zeichnung aus grauen Punkten bzw. ungleichmäßigen Musterungen findet sich im Kopfbereich, wo sich hinter dem Auge auf dem oberen Kiemendeckel auch eine stärker gemusterte Stelle befindet. Die Pectoralen sind weitgehend transparent, werden zum unteren Rand hin jedoch dunkler. Die Ventralen sind wie der Bauch gelblich-braun. Die Dorsale hat die Färbung der Grundfarbe, darüber befinden sich dunklere graue Querstreifen, die Spitze ist dunkelgrau. Die Anale ist distal ganz schwach ebenso gestreift, die Flossenspitzen sind dunkelgrau. Die Caudale ist oben und unten dunkelgrau bis schwärzlich gerandet, diese Randung kann sich um die gesamte Flosse herumziehen. Weiter zum Flosseninneren hin finden sich — ebenfalls oben und unten — breitere weißlich-helle Bänder, auch diese laufen distal zusammen. Das Flosseninnere ist zu Beginn breit, zum Flossenende schmal, mittelgrau getönt.

Färbung im Leben: Die Angabe des Zeichnungs- und Färbungsmusters erfolgt nach einem Diapositiv, das Herr Lenkenhoff am Fundort von einem lebenden ♂ aufnahm, das sich in einem Plastikbeutel befand.

Der Körper besitzt danach eine leichte grünliche dunkelbraune Grundfarbe, die zum Bauch hin heller wird. Der Bauch selbst ist gelblich-braun. Über den ganzen Körper regellos verteilt befinden sich einzelne rote Schuppen, so daß eine sehr lockere Punktierung entsteht. Häufig befindet sich vor einer roten Schuppe

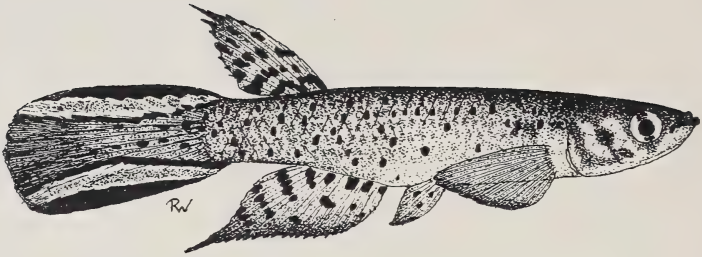


Abb. 1: Zeichnung eines ♂ von *Pterolebias rubrocaudatus* n. sp. nach einem am Fundort aufgenommenen Foto und dem Holotypus der Art. Nach diesen Unterlagen ist nicht eindeutig zu erkennen, ob am Ende der Caudalen das Muster wie dargestellt ausläuft oder aber bogig den oberen und unteren Caudalenrand am hinteren Ende verbindet. Zeichnung: R. Wildekamp.

noch eine hell-gelbliche, so daß ein kleiner Doppelfleck auftritt, der im vorderen Teil metallisch-gelblich, dahinter rot ist. Hinter dem Auge, das eine goldfarbene Iris hat, befindet sich etwa von gleicher Größe ein Fleck auf dem oberen Kiemendeckel. Dieser ist so gefärbt, daß sich innen ein schwärzlich-braunes Zentrum befindet, das außen rötlich-bronzefarben gerandet ist. Dadurch hat dieser Fleck Farbe, Form und Größe eines „zweiten Auges". Die Pectoralen sind auffallend rot, zum unteren Rand schwärzlich gesäumt. Die Ventralen sind grünlich-gelb und ansonsten wie auch die Pectoralen ohne besonderes Zeichnungsmuster. Die Dorsale ist gelblich-grün mit rotbraunen Flecken, die vor allem proximal so angeordnet sind, daß eine gewisse halbkreisförmige Bänderung entsteht. Der vordere äußere Rand ist ebenfalls schmal dunkelbraun gesäumt. Die Anale zeigt die gleiche grünlich-gelbe Grundfarbe, sie wird proximal etwas heller und gelblicher, der distale Rand ist schmal schwarzbraun gerandet. Im proximalen Bereich und auch am hinteren Rand ragen rotbraune angedeutete Streifen in die Flosse, die jedoch nicht durchlaufend sind. Die Caudale ist sehr auffallend gezeichnet und gefärbt. Die Farbgebung und Zeichnung ist symmetrisch zur Körperlängsachse, ein Merkmal, das sonst keine bisher bekanntgewordene *Pterolebias*-Art aufweist, wenn man von der gleichmäßig gefärbten und gemusterten Caudalen von *P. longipinnis* absieht.

Die Flosse ist von oben nach unten in etwa drei Teile gegliedert. Der mittlere Bereich ist wie die Körperfarbe grünlich-braun, darauf befinden sich rotbraune Punkte. Nach oben und unten ist dieser Abschnitt durch einen schmalen rotbraunen Streifen gesäumt, der in der Flossenwurzel außen beginnt, in einem Bogen zum Flosseninneren zieht und dort jeweils ⅓ nach außen abgrenzt. Dieses obere und untere Drittel ist wiederum längsgeteilt, wobei außen ein breiter schwarzer Saum die Flosse randet. Zwischen diesem äußeren schwarzen Saum und dem inneren grünlich-braunen Flossendrittel befinden sich oben und unten leuchtende orangefarbene Bänder, die in sich wiederum jeweils oben und unten gelb sind, in der Mitte schmal aber kräftig orangerot. Dieser schmale kräftig-orangerote Streifen ist gegenüber dem begleitenden Gelb nicht scharf abgesetzt, sondern flammt etwas seitlich in die gelben Ränder hinein. Bei *Pterolebias rubrocaudatus* findet sich also nicht nur wie bei *P. peruensis* oder *P. wischmanni* Seegers, 1983 im unteren Flossenbereich eine gelbe bis orange Zone, sondern diese kehrt auch im oberen Bereich symmetrisch wieder.

Die Färbung lebender ♀ kann nicht angegeben werden, weil lebendes Material nicht zur Verfügung steht, ebenso kein Foto lebend am Fundort aufgenommener Tiere. Aus dem Zeichnungsmuster der konservierten Exemplare ist aber zu schließen, daß auch bei dieser Art die ♀ nicht so farbig wie die ♂ sind, sondern gleichmäßig braun.

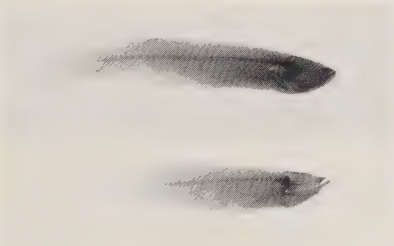


Abb. 2: Holotypus (oben) und Paratypus von *Pterolebias rubrocaudatus* n. sp. im Röntgenbild. Natürliche Größe. Aufnahme: H. Zetzsche, SMF.

Beziehungen: Die neue Art fällt aufgrund ihres Färbungsmusters und ihrer geringen Größe aus der Reihe der bisher bekannten Arten der Gattung *Pterolebias* Garman, 1895 heraus. Der schlanke Körper weist noch am stärksten auf *P. peruensis* Myers, 1954 hin. Auch bei *P. peruensis* kann, wie bei *P. rubrocaudatus*, der untere Bereich der Caudalen rötlich gefärbt sein, meist ist er allerdings gelb, doch ist bei der neuen Art auch der obere Flossenbereich in gleicher Weise gefärbt, was bei *P. peruensis* nie der Fall ist. Schließlich ist eine derart punktierte Körperfärbung und -zeichnung von keiner bisher beschriebenen *Pterolebias*-Art bekannt. Bezüglich der Körpermaße und -proportionen fällt die neue Art dadurch auf, daß sie relativ große Augen und eine geringe Schnauzenlänge besitzt, bei den beiden vorliegenden Exemplaren ist der Augendurchmesser deutlich größer als die Schnauzenlänge, dies wird auch durch die mir zur Verfügung gestellte Aufnahme des lebenden ♂ bestätigt. Die Anzahl der Schuppen in der Seitenlinie entspricht weitgehend *P. peruensis*, soweit dies anhand der leider beschädigten Typenexemplare von *P. rubrocaudatus* festzustellen ist, auch die Anzahl der Flossenstrahlen in A und D weicht nicht wesentlich von der entsprechenden Variationsbreite bei *P. peruensis* ab.

Aufgrund der Zeichnungs- und Färbungsmuster der *Pterolebias*-Arten des ostamazonischen Beckens in Brasilien und Peru und auch aufgrund der meristischen Angaben und Körperwerte läßt sich mit großer Vorsicht eine gewisse Verwandtschaftsbeziehung festhalten, die vielleicht auch eine Entwicklungskette oder Entwicklungsrichtung angeben könnte. Danach steht an einem Ende dieser Kette *P. rubrocaudatus* n. sp. Es ist die kleinste und farbigste Art, die überdies schlank und gestreckt ist. Die Caudale ist vor allem in der Mitte ausgezogen und symmetrisch gezeichnet und gefärbt. *P. peruensis* Myers, 1954 folgt, diese Art ist ebenfalls schlank, wird aber größer, der Körper ist ebenfalls braun, die farbige Zeichnung der Caudalen ist auf den unteren Flossenbereich beschränkt, die Caudale ist oben und unten ausgezogen. *P. wischmanni* Seegers, 1983 wird größer als die genannten Arten und ist nicht mehr so schlank. Die Caudale zieht oben und unten zwar aus, aber nicht mehr so ausgeprägt wie bei *P. peruensis*. Der untere Caudalenbereich ist gelb, oft mit schwarzer Randung, ebenso wie bei *P. peruensis*, doch ist der obere Bereich kleinteilig gemustert. Diese Musterung erinnert an die noch gedrungenere Art *P. longipinnis* Garman, 1895, deren Caudale insgesamt lang auszieht und nicht mehr nur oben und unten oder in der Flossenmitte. Dort fehlt auch der gelbe Streifen in der unteren Caudalen. Auffallend ist die Tatsache, daß bei *P. longipinnis* die Ventralen sehr lang und ausgezogen sind und farbiger als die Pectoralen, die wiederum transparent und nur mit einigen dunklen Streifen versehen sind. Dies ist auch für *P. bokermanni* Travassos, 1955 beschrieben worden, so daß diese beiden nominellen Arten sich verwandtschaftlich am nächsten stehen dürften, möglicherweise auch identisch sind. Bei den anderen genannten Arten der Gattung sind die Pectoralen stets farbiger und größer als die Ventralen. Möglicherweise könnte man die erwähnte Artenkette auch bis zu den venezolanischen Arten *P. zonatus* Myers, 1935 und *P. hoignei* Thomerson, 1974 fortsetzen, denn bei ihnen ist die Caudale oben ausgezogen, die Körperform ist noch gedrungener und höher als bei *P. longipinnis*. Allerdings weisen andere Merkmale, beispielsweise die sehr lange Basis der Analen, doch auf eine weitläufigere Verwandtschaft hin. Wenn man vor allem die Endglieder der angenommenen Verwandtschaftskette, also *P. rubrocaudatus* und *P. longipinnis* oder gar *P. zonatus* miteinander unmittelbar vergleicht, so weichen sie so erheblich voneinander ab, daß man sie unterschiedlichen Gattungen zuordnen möchte, unter Hinzuziehung der beiden Arten *P. peruensis* und *P. wischmanni* wird jedoch die verwandtschaftliche Beziehung deutlich.

Biotop und Begleitfauna: Über die Begleitfauna liegen mir keine näheren Angaben vor, jedoch machte mir Herr Lenkenhoff brieflich einige nähere Ausführungen zum Biotop. Danach lebt *Pterolebias rubrocaudatus* in einer sogenannten „Laguna", die parallel zum Río Tambopata verläuft, mit dem sie durch einen kleinen Zulauf verbunden ist. Vermutlich handelt es sich hierbei um einen Totarm des Flusses. Der Biotop enthält nur 8—9 Monate Wasser, von Oktober/November bis Juni, in den restlichen 3—4 Monaten ist er restlos ausgetrocknet. An einen derartigen Biotop können sich die *Pterolebias*-Arten aufgrund ihres saisonalen Fortpflanzungszyklus als Bodenlaicher bestens anpassen: Die Eier überdauern die Trockenzeit in Diapause im Bodenschlamm der Gewässer und schlüpfen mit Einsetzen der Regenzeit, wie dies bereits mehrfach für verwandte Arten beschrieben wurde (Seegers, 1980).

Zusammenfassung

Es wird eine neue Art aus der Gattung *Pterolebias* Garman, 1895 aus dem südöstlichen Peru von Puerto Maldonado beschrieben: *Pterolebias rubrocaudatus* n. sp. Diese unterscheidet sich durch ihre geringe Größe sowie die abweichende Form der Caudalen, die Farbgebung und Zeichnung von den bisher bekannten Arten der Gattung. Bei ihr ist die Caudale in der Mitte ausgezogen und symmetrisch gezeichnet, wobei besonders ein namengebender kräftig orangeroter Streifen im oberen und unteren Bereich der Caudalen auffällt. Die Verwandtschaft dieser neuen Art mit den bisher bekannten Formen der Gattung *Pterolebias* wird diskutiert und einige Hinweise zum Vorkommen und zur Ökologie gegeben.

Summary

Pterolebias rubrocaudatus, a new species of the genus *Pterolebias* Garman, 1895, is described from southeastern Peru from near Puerto Maldonado. This species is distinguished from all other species of the genus by its small size and the special form of its caudal fin as well as by its colour pattern. The middle rays of the caudal fin of *P. rubrocaudatus* are elongated and this fin shows a stripe of bright orange not only in the lower but also in the upper part. The relationships of the new described species with regard to the other species of the genus *Pterolebias* are discussed and hints are given concerning the occurrence and ecology of *P. rubrocaudatus.*

Resumen

Se describe una nueva especie del género *Pterolebias* Garman, 1895 del sudeste del Perú, de Puerto Maldonado: *Pterolebias rubrocaudatus* n. sp. Esta difiere de las especies hasta ahora conocidas por su pequeño tamaño, como la forma característica de su aleta caudal, y también por su coloración y diseño. La aleta caudal se prolonga centralmente siendo su dibujo simétrico. Llama la atención una banda rojo-anaranjada en las áreas superior e inferior de la aleta caudal, caracteristica que ha servido para la denominación de la especie. Se discute el parentezco de esta nueva especie dentro del género *Pterolebias*, haciendo también referencia a su distribución geográfica y su ecología.

Literatur

Garman, S. (1895): The Cyprinodonts. — Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 19: 1—179.

Myers, G.S. (1935): Four new fresh-water fishes from Brazil, Venezuela and Paraguay. — Proc. biol. Soc. Washington 48: 7—14.

— (1954): A new cyprinodont fish from the Peruvian Amazon. — Aquar. J. 25: 175—177.

Seegers, L. (1980): Killifische — Eierlegende Zahnkarpfen im Aquarium. — Ulmer, Stuttgart.

— (1983): *Pterolebias wischmanni* nov. spec. aus dem Ucayali-Einzug in Peru (Pisces: Atheriniformes: Rivulinae). — J. Deutsche Killifisch-Gemeinschaft 15 (5): 67—74.

Thomerson, J.E. (1974): *Pterolebias hoignei*, a new annual cyprinodont fish from Venezuela, with a redescription of *Pterolebias zonatus*. — Copeia 1974 (1): 30—38.

Travassos, H. (1955): Notas ictiologicas VIII. Una nova espécie do gênero *„Pterolebias"* Garman, 1895 (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). — Rev. brasil. Biol. 15 (1): 33—39.

Anschrift des Verfassers: Lothar Seegers, Grenzstraße 47b, 4220 Dinslaken.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Sur quelques relations taxonomiques chez les Mallophages (Insecta, Phthiraptera) (1)

par

JOÃO TENDEIRO

Centro de Zoologia, Lisbonne

Basée surtout en nos travaux de recherche sur les Mallophages pendant presque 30 ans, cette communication a pour objet la discussion de quelques points de taxonomie structurale, nommément la valeur et le choix des caractères morphologiques significatifs comme éléments de diagnose, aussi bien que l'apport décisif des rapports phylogénétiques et de parenté, la coévolution des hôtes et des parasites et la spécificité parasitaire.

Comme en 1668 Redi l'avait déjà dit pour les Mallophages, Von Ihering (1891, 1902) soutint que les parasites étaient un bon indice de parenté des respectifs hôtes, et que deux espèces étaient apparentées si elles avaient des parasites identiques ou semblables (in Manter, 1940, 1955). Postérieurement, l'étude simultanée des hôtes et des parasites, nommée «méthode de Von Ihering» par Metcalf (1929) et «règle de Fahrenholz» par Eichler (1941), fut employée en large échelle dans nombreux parasites; elle passa a être connue, après la publication en anglais de l'oeuvre d'Hennig sur Systématique Phylogénétique (1966), par «méthode parasitologique d'Hennig» (Brooks, 1979—1981; Holmes & Price, 1980).

Nitzsch et Kellogg ont expliqué la présence de populations du même genre ou de la même espèce de Mallophages sur des hôtes différents par l'hypothèse de l'evolution retardée, c'est-à-dire par une mutabilité des parasites inférieure à celle des hôtes. Pour Hopkins (1942) cette évolution plus lente fait que la ressemblance entre les parasites trouvés en deux groupes d'oiseaux donne une bonne preuve de parenté, même quand l'évolution des hôtes renda obscures leurs rapports.

Des conclusions plus ou moins coïncidantes ont été énoncées par divers auteurs, parmi lesquels Harrison (1914), Eichler (1941—1948), Th. Clay (1948—1957), Mayr (1957), Manter (1966), Hennig (1966, 1979), Laksminarayana (1977), P. W. Price (1977), Ernst & Ernst (1980) et Brooks (1979—1981).

---

(1) Communication au V^{e} Congrès International de Parasitologie, Toronto, Canada, août 1982.

Si deux populations isolées d'Oiseaux originent une nouvelle espèce il n'y aura plus de contacts entre leurs Mallophages, même si elles deviennent sympatriques (Th. Clay, 1949). Cette situation susciterait alors une position identique à celle des populations des îles isolées par la disparition des liaisons terrestres.

Pour Kéler (1958), bien que l'évolution retardée soit théoriquement possible, elle n'a pas été confirmée ni représente une règle d'importance générale chez les Mallophages. Pour lui, la simple distribution peut expliquer dans la plupart des cas l'existence de populations conspécifiques ou congénériques de Mallophages sur plusieurs hôtes. D'après Tendeiro (1965), on peut penser à un phénomène inverse, où l'évolution des Mallophages s'aurait fait beaucoup plus vite que celle de leurs hôtes [selon Hennig (1981) à partir du Mésozoïque, comme descendants de la faune entomologique du Paléozoïque], conditionnant, par irradiation explosive précoce, l'éclosion prématurée de formes génériques très diversifiées, sorties de troncs communs et parasitant les mêmes groupes d'animaux. Bien plus tard, la grande spéciation des hôtes dans une période géologique plus avancée aurait coïncidé avec le ralentissement de l'intensité évolutive des parasites. Comme conséquence de la coévolution des hôtes et des parasites, les mêmes ou quelques formes prochaines continueraient à parasiter des hôtes en cours de différentiation. Ainsi, au lieu d'une évolution retardée, il y aurait eu une discordance allochronique entre l'évolution des Mallophages, reculée dans le temps, et l'évolution plus récente des Oiseaux. Bien qu'il s'agit s'un mécanisme très différent dans ses aspects intrinsèques de la règle de Nitzsch-Kellogg, les résultats se superposent apparemment, avec les Mallophages dans un état évolutif plus avancé et correspondant possiblement, en certains cas, à des périodes de variabililité décroissante ou de spécialisation (spéciation ou sous-spéciation) et, en d'autres, à des finales de séries permettant seulement des variations individuelles.

Les caractères significatifs pour la diagnose taxonomique des Mallophages étudiés sont parfois très différents selon les taxa, soit pour les familles, les groupes d'espèces, les espèces, les sous-espèces, les dèmes et d'autres populations, géographiques ou écologiques, avec des variations plus ou moins évidenciables. Pour n'avoir pas entré encore en compte avec la valeur diagnostique de l'appareil copulateur des mâles, établie peu avant par Waterston (1914, 1915) pour les Mallophages du genre *Philopterus* Nitzsch, Harrison (1916) inclut les formes alors connues de *Columbicola* dans son «*Esthiopterum columbae*»; cette valeur est presque nulle dans certains genres, comme *Physconelloides* Ewing et la plupart des espèces d'*Auricotes* Kéler (Tendeiro, 1976, 1980). De même en ce qui concerne les antennes, considérées en temps dans la distinction de certaines sous-familles (Kéler, 1939; Séguy, 1944) mais parfois de valeur générique ou à peine spécifique. Dans l'autre extrême, Scharf & R. D. Price (1977) adoptent les longueurs absolue et relative des soies pré-oculaires comme premier caractère distinctif pour les clés dichotomiques des sous-genres du genre *Amyrsidea* Ewing, comme Tendeiro, à partir de 1962, l'avait fait usant la disposition relative des macrochètes et des soies ptérothoraciques pour les deux grands types (2 + 2 ou 3 + 1) et les groupes du genre *Columbicola* Ewing. Tendeiro (1967) indiqua comme élément de diagnose différentielle entre *Columbicola xavieri* Tendeiro et *C. harrisoni* Tendeiro la longueur relative des soies post-temporales par rapport aux soies postérieures du vertex; les longueurs de ces mêmes soies et de la soie ptérothoracique interne furent considérées très significatives ou significatives de la distinction entre *C. elbeli* Tendeiro, *C. phoenicopterae* Tendeiro et *Columbicola* sp. (Tendeiro, sous presse). Chez les Goniodidés des Columbiformes, les caractères plus significatifs pour la diagnose des genres sont le dimorphisme sexuel dans la région oculaire ou temporale, la disposition des cônes latéraux, associée à la présence ou non de procès ventraux paramédians, le dimorphisme des antennes, les bandes temporales marginales renforcées ou non, l'abdomen normal ou foliacé, les plaques pleurales simples, renforcées ou avec quelque autre disposition, l'appareil copulateur du mâle simple ou plus ou moins compliqué, la chètotaxie vulvaire et la présence et disposition de gonapophyses chez les femelles (Tendeiro, 1975).

Les tourterelles du genre *Streptopelia* Bonaparte, aux Mallophages desquelles nous allons donner une attention particulière, peuvent être réparties en quatre groupements principaux (Goodwin, 1970, 1978). Le premier forme le groupe *turtur* (*S. turtur*, *S. orientalis*, *S. lugens* et *S. hypopyrrha*), largement réprésenté en Europe, Asie et Afrique; le deuxième comprend une seule espèce, *S. tranquebarica*, du sud-est de l'Asie, jusqu'aux îles Philippines et Adaman; un troisième groupe, plus nombreux, est formé par la super-espèce *roseogrisea* (*S. roseogrisea*, *S. decaocto* et *S. bitorquata*), *S. reichenowi*, *S. decipiens*, *S. semitorquata* et la super-espèce *vinacea* (*S. vinacea* et *S. capicola*) et se répand par l'Afrique et l'Asie; le quatrième, avec les espèces *S. senegalensis* et *S. chinensis*, a une large distribution en Afrique et Asie, jusqu'à l'Insulinde. Le genre n'existe pas au Nouveau Monde ni dans l'Australie.

Le genre *Coloceras* Taschenberg est représenté sur les *Streptopelia* par neuf espèces, dont une, *C. britannicum* Tendeiro, de l'Europe, quatre, *C. truncatum* Tendeiro, *C. hoogstraali* Tendeiro, *C. funebreae* Tendeiro et *C. tandani* Tendeiro, exclusivement africaines, une, *C. piageti* (Johnston & Harrison), euro-afro-asiatique, et trois, *C. chinense* (Kellogg & Chapman), *C. absimile* Tendeiro et *C. streptopeliae* (Carriker), orientales.

Au contraire de l'exclusion mutuelle que nous allons rencontrer chez *Columbicola theresae* et *C. fulmecki* par rapport à *Streptopelia chinensis*, les espèces *Coloceras piageti* et *C. chinense* se comportent comme des parasites alloxènes (dans le sens donné par H. Friedmann, 1967, au terme «alloxenic», espèces avec de différentes espèces d'hôtes, en opposition à «homoxenic») et partiellement sympatriques.

En Afrique on rencontre *C. piageti*, espèce monotypique dans laquelle la disposition des gonapophyses a une valeur diagnostique spécifique chez la femelle, sur des *Streptopelia*: 1 — de la super-espèce *vinacea* (*S. vinacea barbaru*, *S. capicola electa*, *S. capicola damarensis* et *S. c. capicola*); 2 — de la super-espèce *roseagrisea* (*S. roseagrisea bornuensis*, *S. r. roseagrisea* et *S. bitorquata* subsp.); 3 — la *Streptopelia decipiens* (*S. decipiens permista*); 4 — la *Streptopelia semitorquata* (*S. s. semitorquata*); 5 — du groupe d'espèces *turtur* (*S. t. turtur*, *S. turtur arenicola* et *S. turtur isabelina*); et 6 — la *S. senegalensis* (*S. senegalensis aegyptiaca*, *S. s. senegalensis* et *S. senegalensis aequatorialis*). L'espèce couvre ainsi tous les groupements et espèces non groupées de *Streptopelia* considérés par Goodwin, à l'exception de *S. picturata*, de la Sous-Région Malgache, et, peut-être par faute de prélèvements, de *S. reichenowi*, espèce d'ailleurs restreinte à des aires limitées du sud de l'Éthiopie, Somalie et Kenya, où elle est sympatrique avec *S. capicola* et *S. decipiens*. En outre, *C. piageti* a été étudié par nous sur toutes les espèces de *Streptopelia* connues en Asie, respectivement: 1 — *S. decaocto*, de la super-espèce *roseogrisea*, avec une distribution géographique qui va de l'Europe à la Chine, Corée et Japon, les spécimens vus étant de la sous-espèce nominative, de la Roumanie, Tchécoslovaquie et Inde; 2 — *S. tranquebarica*, de l'Asie orientale et méridionale, jusqu'aux îles Philippines et Adaman, en des spécimens de *S. t. tranquebarica*, de l'Inde; 3 — *S. chinensis*, de l'Inde, Sri Lanka, Région Indo-Malaise et Chine méridionale, nos observations étant de *S. chinensis suratensis*, de l'Inde, et de *S. chinensis tigrina*, sans indication d'origine; et 4 — *S. senegalensis*, de l'Afrique, Arabie, Afghanistan et Turkestan, tous nos exemplaires étant de provenance africaine. Nous l'identifiâmes aussi sur *Turtur abyssinicus delicatulus* (Ouganda), *T. chalcospilos volkmanni* (Afrique occidentale), *T. brehemeri infelix* (Libéria) et *T. tympanistria fraseri* (Togo).

Coloceras chinense (Kellogg & Chapman) fut signalé exclusivement en Asie, sur *Streptopelia chinensis ceylonensis* (Sri Lanka), *S. ch. chinensis* (matériel pas vu par nous), *S. chinensis tigrina* (Thaïlande et Haute Birmanie) et *S. chinensis* subsp. (Taïwan), aussi bien que sur *S. orientalis agricola* (Thaïlande) et *Macropygia unchall tusalia* (Thaïlande).

Une espèce très distincte, *Coloceras truncatum*, se trouve aussi sur *Streptopelia s. semitorquata*, en sympatrie sans exclusion compétitive avec *C. piageti* au Mozambique, sur *S. semitorquata erythrophys* et *S. lugens funebrea*, du groupe *turtur*, aussi bien que sur *Turtur afer mearnsi*; autre, *Coloceras britannicum*, sur *S. t. turtur*; une autre, *Coloceras funebreae*, sympatrique au Kenya avec *C. truncatum*, sur *S. lugens funebrea*; et une autre encore, *Coloceras tandani*, sur *S. s. semitorquata* et *S. capicola tropica*. Deux espèces, *Coloceras hoogstraali* et *C. absimile*, parasites respectivement de *S. p. picturata* et de *S. picturata chuni*, sont endémiques de la Sous-Région Malgache.

Le genre approché *Nitzschiella* Kéler est représenté dans les Columbiformes du genre *Streptopelia* par: 1 — *N. hilli* (Bedford), sur *S. v. vinacea* (Togo), *S. vinacea barbaru* (Ouganda), *S. capicola tropica* (Zimbabwè et Zaïre), *S. capicola* subspp. (Zaïre et Éthiopie), *S. d. decaocto* (Israel), *S. decipiens permista*

(Ouganda), *S. s. semitorquata* (Ouganda, Zimbabwè et Afrique du Sud), *S. semitorquata erythrophys* (Togo), *S. s. senegalensis* (Togo et Éthiopie), *S. senegalensis aegyptiaca* (Égypte) et *S. senegalensis aequatorialis* (Aden, Israel et Mozambique); 2 — *N. lativentris* (Uchida), sur *S. ch. chinensis* (Taïwan), *S. chinensis tigrina* (Thaïlande) et *S. chinensis suratensis* (Himalaya); et 3 — *N. orientalis* Tendeiro, sur *S. orientalis agricola* (Inde et Thaïlande) et *S. orientalis meena* (Inde).

En ce qui concerne le genre *Columbicola* Ewing, voyons à quel point est-il possible d'en établir des inter-actions cohérentes et des situations parallèles de coévolution déterminées par ou déterminantes des rapports taxonomiques et de spécificité entre les hôtes et les Mallophages, surtout quant à *C. theresae* Ansari et *C. fulmecki* Eichler.

Avec une gamme d'hôtes plus limitée que celle de *Coloceras piageti*, *Columbicola theresae* fut rencontré sur: 1 — les *Streptopelia* de la super-espèce *vinacea*, respectivement *S. v. vinacea* (Togo), *S. c. capicola* (Transvaal, Congo et Bechuanaland), *S. capicola tropica* (Togo et Zaïre) et *S. capicola damarensis* (Namibia); 2 — *S. decipiens permista* (Ouganda); 3 — *S. senegalensis aegyptiaca* (Égypte), *S. s. senegalensis* (Soudan et Zimbabwè), *S. senegalensis aequatorialis* (Aden et Namibia), *S. senegalensis thome* (S. Thomé) et *S. senegalensis cambayensis* (Inde); 4 — *S. t. tranquebarica* (Inde) et *S. tranquebarica humilis* (Thaïlande); 5 — *S. chinensis suratensis* (Inde); et 6 — *Oena c. capensis* (Angola). L'espèce est substituée, sur *Streptopelia chinensis tigrina,* par *Columbicola fulmecki*, lequel a été trouvé par nous aussi sur *Geopelia striata maugea* (Timor) (2). Cette substitution de *C. theresae* par *C. fulmecki* sur *Streptopelia chinensis tigrina* se doit peut-être surtout a un phénomène de spécialisation écologique, le milieu étant représenté par l'hôte, par invasion suivie d'exclusion compétitive. Le facteur géographique ne paraît pas y avoir eu un rôle important. En effet, bien que *C. fulmecki* soit la seule espèce connue de *Columbicola* parasite de *S. chinensis tigrina*, le matériel typique d'Eichler était de Sumatra et nous l'avons étudié à partir de spécimens de la Birmanie, la Thaïlande et le Timor. Toutefois, comme Kéler (1958) l'a fait par rapport à des Mallophages communs aux Ardeidae et Ciconiidae et aux Anatidae et Phoenicopteridae, on pourrait expliquer la présence en exclusivité de *Columbicola theresae* sur *Streptopelia chinensis suratensis*, et de *C. fulmecki* sur *S. chinensis tigrina*, par la simple distribution géographique des hôtes — soit par la méthode chorologique, dérivée des étroits rapports entre les espèces et l'espace, usés comme critérium de parenté phylogénétique entre elles («critérium de vicariance») (Hennig, 1979) —, sans besoin d'invoquer quelque mécanisme d'évolution avancée, parallèle ou retardée. Toutefois, le problème se complique par le fait de l'existence de *C. theresae* dans la Thaïlande, sur *S. tranquebarica humilis.*

---

(2) Et, encore, sur *S. c. capicola,* de la super-espèce *vinacea*, par *Columbicola meinertzhageni meridionalis* Tendeiro (Afrique du Sud); sur *S. d. decaocto,* de la super-espèce *roseogrisea*, par *C. columbae bacillus* (Giebel) (Inde, Bulgarie, Tchécoslovaquie et Roumanie); sur *S. s. semitorquata,* par *C. columbae bacillus* (Ouganda) et *C. m. meinertzhageni* Tendeiro (Angola); sur *S. semitorquata erythrophys,* par *C. columbae bacillus* (Togo); sur *S. t. turtur,* par *C. columbae bacillus* (Angleterre et Tchécoslovaquie); sur *S. o. orientalis* (Taïwan) et *S. orientalis agricola* (Inde et Thaïlande), par *C. turturis* (Uchida); et, sur *S. o. orientalis* (Inde), *S. orientalis meena* (Afghanistan) et *S. lugens funebrea* (Kenya), par *C. orientalis* Tendeiro.

En outre, on rencontre une situation nette de convergence entre les *Columbicola* du groupe *streptopeliae* Tendeiro, inféodé à des espèces africaines des genres *Streptopelia* Bonaparte et *Oena* Swainson (avec des formes larges et à tête modifiée, mais apparentées par la structure identique de l'appareil copulateur des mâles au *C. meinertzhageni* Tendeiro, de type normal, du groupe *passerinae* Tendeiro), et les espèces orientales et australiennes du groupe *longiceps* Tendeiro, d'une ligne phylogénétique synapomorphe tout-à-fait différente, parasites d'espèces des genres *Ducula* Hodgson, *Megaloprepia* Reichenbach, *Leucotreron* Bonaparte et *Goura* Stephens, aussi bien que d'un Oriolidé du genre *Sphecotheres* Vieillot, avec une spécialisation apomorphe progressive de la tête aboutissant au même type.

Un autre genre, *Turturicola* Th. Clay & Meinertzhagen, est de même entièrement inféodé aux *Streptopelia.* Trois espèces sont parasites de taxa de la super-espèce *vinacea*, respectivement *T. verheyeni* Tendeiro, de *S. v. vinacea* (Togo), *T. puylaerti* Tendeiro, de *S. vinacea* [*savannae*?] (Cameroun) et *S. clayae* Tendeiro, de *S. c. capicola* (Transvaal) et *S. capicola damarensis* (Transvaal); deux, de la super-espèce *roseogrisea*, *T. salimali* Th. Clay & Meinertzhagen, de *S. d. decaocto* (Inde), et *T. arabica* Tendeiro, de *S. roseogrisea arabica* (Aden); une, *T. thompsoni* Tendeiro, de *S. decipiens* [*permista*?] (Soudan); une, *T. sudanicus* (Mjöberg), de *S. s. semitorquata* (Soudan); et une, *T. cruzesilvai* Tendeiro, de *S. senegalensis aequatorialis* (Transvaal) et *S. senegalensis cambayensis* (Inde).

Dans le Nouveau Monde, Goodwin (1970) pense qu'il y a des affinités phylogénétiques entre les tourterelles des genres *Geotrygon* Gosse et *Zenaida* Bonaparte, lesquelles auraient divergé d'un tronc commun. La présence de *Columbicola macrourae* (Wilson) sur des Columbidés des deux genres est en faveur de cette parenté; néanmoins, vu le parasitisme par l'espèce de Pigeons du genre *Leptotila*, elle peut s'expliquer par le facteur géographique. Pour Keirans (1967), *Columbicola macrourae* serait limité à la partie orientale de l'aire de *Zenaida macroura* et est apparemment remplacé par *C. baculoides* (Paine) dans la partie occidentale. Cette observation ne coïncide pas avec les nôtres, une fois que nous avons rencontré les deux espèces sur *Z. macroura carolinensis*, de l'est de l'Amérique du Nord, et sur *Z. macroura marginella*, de l'ouest, parfois dans le même lot, voire dans la même lame; elles furent également obtenues ensemble au Paraguay, sur *Columbina p. picui*. En outre, on rencontra *C. macrourae* aussi à l'est, aux Grandes Antilles, sur *Zenaida aurita zenaida*, *Z. a. asiatica*, *Columba squamosa* et *C. leucocephala* (Tendeiro, sous presse), qu'au sud et à l'ouest, dans la

Californie, sur *Columba f. fasciata*, la Costa Rica, sur *Columba subvinacea*, la Bolivie, sur *Leptotila verreauxi* [*decipiens*?], et la Colombie, sur *Geotrygon m. montana*. *Columbicola baculoides* a une distribution plus limitée et, en dehors des États-Unis, a été vu seulement au Pérou, sur *Columba p. picazuro*, et au Paraguay, sur *Columbina p. picui*.

Goodwin (1970) fit tomber *Megaloprepia*, de même que *Leucotreron* et *Chrysoena*, dans la synonymie du genre *Ptilinopus*. En tenant compte des respectifs *Columbicola* il paraît que ce point de vue doit être repensé. En effet, en suivant la systématisation de Peters (1937), les Columbiformes du genre *Ptilinopus* s. str. sont les hôtes habituels du *C. e. emersoni* Tendeiro, du groupe *gracilicapitis*, rencontré par nous sur *P. coralensis* [*coralensis*?], *P. greyi*, *P. melanospila margaretha*, *P. p. pulchellus*, *P. richardsi cyanopterus*, *P. s. superbus*, *P. jambu* et *P. wallaci*; une autre sous-espèce, *C. emersoni curtus* Tendeiro, fut rencontrée sur *P. purpuratus*. Dans les *Megaloprepia* le genre *Columbicola* est représenté par *C. harrisoni* Tendeiro, du groupe *longiceps*, soit d'une lignée évolutive tout à fait différente, parasite de *Ducula j. jobiensis*, *D. p. pinon*, *Megaloprepia magnifica assimilis* et *M. m. magnifica*. La simplicité du schéma hôte/parasite (*Ptilinopus/Columbicola emersoni* — *Megaloprepia/Columbicola harrisoni*) s'ecroulerait ainsi en face du nouvel arrangement de Goodwin. Et ça sera bien?

Tendeiro (1972) créa le genre *Patellinirmus* pour trois espèces parasites de Treroninés du genre *Hemiphaga*, de la Sous-Région Néo-Zélandaise, respectivement: 1 — *P. novaeseelandiae* Tendeiro, de *H. n. novaeseelandiae*, de la Nouvelle-Zélande; 2 — *P. harrisoni* Tendeiro, de *H. novaeseelandiae chathamensis*, des îles Chatham; et 3 — *P. restinctus* Tendeiro, de *H. novaeseelandiae spadicea*, de l'île Norfolk, actuellement éteinte. De même que pour *Columbicola theresae* et *C. fulmecki* par rapport à *Streptopelia ch. chinensis* et *S. chinensis tigrina*, la présence d'espèces bien différenciées de Mallophages sur des Oiseaux très prochains mais avec des caractères morphologiques de quelque sorte distinctifs justifie que le parasitologiste demande à l'ornithologue si ces Oiseaux sont des sous-espèces ou bien des espèces indépendantes, comme ils furent longtemps considérés (vide Salvadori, 1893).

Les Columbiformes sont parasités par un certain nombre d'espèces appartenant à des genres de Goniodidés rapprochés de ceux des Galliformes, aussi par la morphologie externe que par la structure de l'appareil copulateur des mâles (Th. Clay, 1958). Les formes les moins spécialisées des Columbiformes — *Saussurites* Tendeiro, *Auricotes* Kéler et *Physconelloides* Ewing — se rattachent au genre *Goniocotes* Burmeister, des Galliformes. *Aurinirmus*, un genre créé par nous pour quelques espèces parasites des Megapodiidés, s'approche beaucoup du *Saussurites clayae* (Tendeiro), d'un Columbidé, *Caloenas n. nicobarica*, surtout, chez la femelle, par la disposition du segment postérieur de l'abdomen et de l'ouverture génitale, mais se distingue par la présence de formations auriculiformes semblables à celles des *Auricotes*. Ce nouveau genre, malgré quelques différences fondamentales, a plus d'affinités avec les genres *Saussurites* et *Auricotes*, des Columbiformes, et *Goniocotes* Burmeister, des Galliformes, qu'avec ceux inclus par Th. Clay (1947) dans le genre *Goniodes* Nitzsch, aussi des Galliformes.

L'acceptation a priori d'une étroite spécificité des Mallophages au niveau générique et un raisonnement par analogie sans observation de matériel de l'hôte typique porta Price & Beer (1963) à une interpretation incorrecte sur la présence de *Colpocephalum zerafae* Ansari le long des faucons du genre *Falco* Linné autres que *F. jugger* et *F. biarmicus abyssinicus*; et, de même, Scharf & Price (1977) à des conclusions érronées à propos de la présence d'*Amyrsidea lopesi* (Tendeiro) sur *Guttera p. plumifera*, à côté d'*A. plumiferae* Scharf (Tendeiro, 1980).

Résumé

Se basant sur des recherches effectuées pendant près de 30 ans en taxonomie structurale de Mallophages parasites des Oiseaux, l'auteur discute quelques points en rapport avec les caractères significatifs et leur valeur relative, la distribution sympatrique et allopatrique, la spéciation géographique et écologique, l'invasion de nouveaux hôtes suivie ou non d'exclusion compétitive, le parallélisme et (ou) convergence, les inter-actions et la coévolution hôte—parasite déterminés par ou déterminant les rapports taxonomiques et la spécificité parasitaire. Du point de vue morphologique, une référence spéciale est faite à l'importance relative de quelques structures comme éléments de diagnose en des genres prochains, nommément l'appareil copulateur et les antennes des mâles. Les observations ont été faites surtout sur des taxa parasites des Columbiformes et des Galliformes, avec spéciale référence au genre *Columbicola* Ewing et à quelques Goniodidés.

Summary

With basis on research work done for almost thirty years on structural taxonomy of Mallophaga inhabiting birds, some points are discussed about the diagnostic characters and correlation weighting, sympatric and allopatric distribution, geographic and ecological speciation, invasion followed or not by competitive exclusion, parallelism and (or) convergence, host—parasite interactions and coevolution determined by or determinating taxonomic relationships and specificity. In morphological grounds, special reference is made to the relative weighting on related genera of some structures, viz. the male genitalia and antennae, as diagnostic characters. The observations were made mainly on taxa parasitizing the Columbiformes and Galliformes, with special emphasis to the genus *Columbicola* Ewing and some genera of Goniodidae.

Bibliographie

Amadon, D. (1966): The superspecies concept. — Syst. Zool. 15 (3): 245—249.

— & L.L. Short (1976): Treatment of subspecies approaching species status. — Syst. Zool. 25 (2): 161—167.

Brooks, D.R. (1979): Testing the context and extent of host—parasite coevolution. — Syst. Zool. 28 (3): 299—307.

— (1980): Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. — Syst. Zool. 29 (2): 192—203.

— (1980): Brooks response to Holmes and Price. — Syst. Zool. 29 (2): 214—215.

— (1981): Raw similarity measures of shared parasites: an empirical tool for determining host phylogenetic relationships. — Syst. Zool. 30 (2): 203—207.

— (1981): Hennig's parasitological method: A proposed solution. — Syst. Zool. 30 (3): 229—249.

Clay, Th. (1940): Genera and species of Mallophaga occurring on Gallinaceous hosts. — Part II. *Goniodes.* — Proc. zool. Soc. Lond. (B) 110: 1—120.

— (1947): Mallophaga miscellany. — No. 4.I. Notes on the Goniodidae. — Ann. Mag. nat. Hist. 11 (14): 540—552.

— (1948): Relationships within the Sternidae as indicated by their mallophagan parasites. — Ibis 90 (1): 141—142.

— (1949): Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. — Evolution 3: 279—299.

— (1951): The Mallophaga as an aid to the classification of birds with special reference to the structure of feathers. — Proc. Xth intern. Ornith. Congr. (1950): 207—215.

— (1958): The Mallophaga of birds. — In: "Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des Vertébrés". — Publ. Un. int. Sci. biol. (B) 32: 120—158.

Darlington, P.J., Jr. (1970): A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. — Syst. Zool. 19 (1): 1—18.

Eichler, W. (1941): Wirtsspezifität und stammesgeschichtliche Gleichläufigkeit (Fahrenholzsche Regel) bei Parasiten im allgemeinen und bei Mallophagen in besonderen. — Zool. Anz. 137: 254—262.

— (1966): Two new evolutionary terms for speciation in parasitic animals. — Syst. Zool. 15 (3): 216—218.

Friedmann, H. (1967): Evolutionary terms for parasitic species. — Syst. Zool. 16 (3): 175.

Futuyma, D.G., & G.C. Mayer (1980): Non-allopatric speciation in animals. — Syst. Zool. 29 (3): 254—271.

Goodwin, D. (1970): Pigeons and doves of the world. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.

— (1978): Columbidae. — In: Snow, D.W. (Ed.): An atlas of speciation in African non-passerine birds, 204—220. — Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.

Hennig, W. (1966, 1979): Phylogenetic systematics. — Urbana, U.S.A.

— (1981): Insect phylogeny. — Chichester.

Holmes, J.C., & P.W. Price (1980): Parasites communities: The roles of phylogeny and ecology. — Syst. Zool. 29 (2): 203—213.

Hopkins, G.H.A. (1942): The Mallophaga as an aid to classification of birds. — Ibis 14 (6): 94—106.

Inglis, W.G. (1971): Speciation in parasitic nematodes. — In: Dawes, B.: Advances in parasitology 9, 185—223.

Kéler, S. von (1939): Baustoffe zu einer Monographie der Mallophagen. II. Teil: Überfamilie der Nirmoidea. — Nova Acta leop. (n.F.) 8 (51): 1—254.

— (1958): The genera *Oxylipeurus* Mjöberg and *Splendoroffula* Clay and Meinertzhagen (Mallophaga). — Dt. ent. Z. (N.F.) 5 (3/4): 299—362.

Lakshminarayana, K.V. (1977): Factors involved in the host-specificity in Mallophaga sens. lat. (Phthiraptera: Insecta) infesting birds. — In: Ananthakrishnan, T.N.: Insects and host-specificity, 101—109. Inde.

Manter, H.W. (1940): The geographical distribution of digenetic trematodes of marine fishes of the Tropical American Pacific. — Allan Hancock Pacific Exped. 2 (16):

531—547.

— (1955): The zoogeography of trematodes of marine fishes. — Exp. Parasit. 4 (1): 62—86.

Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. — Cambridge.

— (1969): Principles of systematic zoology. — New York.

— (1978): Origin and history of some terms in systematic and evolutionary biology. — Syst. Zool. 27 (1): 83—88.

Price, P.W. (1977): General concepts on the evolutionary biology of parasites. — Evolution 31: 405—420.

Redi, F. (1668): Experienze intorno alla generazione degl'insetti. — Florence.

Rensch, B. (1959): Evolution above the species level. — Londres.

Ribeiro, H. (1976): Sobre as teorias da classificação biológica. — Col. "Natura" (n. sér.) 3: 1—24.

Salvadori, T. (1893): Catalogue of the Columbae, or pigeons, in the collection of the British Museum (Catalogue of birds, vol. XXI). — Londres.

Scharf, W.C., & R.D. Price (1977): A new subgenus and two new species of *Amyrsidea* (Mallophaga: Menoponidae). — Ann. ent. Soc. Amer. 70 (5): 815—821.

Séguy, E. (1944): Faune de France. 43. Insectes ectoparasites (Mallophages, Anoploures, Siphonaptères). — Paris.

Simpson, G.G. (1949): Essay-review of recent works on evolutionary theory by Rensch, Zimmermann, and others. — Evolution 3 (2): 178—184

— (1953): The major features of evolution. — New York.

— (1962): Principles of animal taxonomy. — New York.

— (1971): Princípios de taxonomia animal (trad. F. A. Ilharco). — Lisbonne.

Tendeiro, J. (1959): Études sur les Mallophages. Sur deux espèces et trois sous-espèces nouvelles du genre *Columbicola* Ewing, parasites de Columbidés africains. — Bol. cult. Guiné port. 14 (56): 669—699.

— (1962—1965): Estudos sobre Malófagos. Revisão monográfica do género *Columbicola* Ewing (Ischnocera, Philopteridae). — Lisbonne.

— (1965): Études sur les Mallophages. Le genre *Turturicola* Th. Clay et Meinertzhagen, 1937. — Rev. Est. ger. Univ. Moçamb. (4) 2: 1—56.

— (1967): Études sur les Mallophages. Clés pour le genre *Columbicola* Ewing, 1929. Observations additionelles, avec description de quatre espèces et une sous-espèce nouvelles. — Rev. Est. ger. Univ. Moçamb. (4) 4: 71—194.

— (1969): Estudos sobre Malófagos. Mais alguns dados sobre o género *Columbicola* Ewing, com descrição de uma espécie nova, *C. deboomi* n. sp., parasita de *Phapitreron leucotis* (Temminck). — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 2: 279—311.

— (1971): Quelques relations mutuelles chez les Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) des Columbiformes. — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 4: 155—174.

— (1972): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. X — Descrição do género *Patellinirmus* nov., para três espécies novas parasitas de Columbídeos do género *Hemiphaga* Bonaparte. — Rev. Ciênc. vet. (Lourenço Marques), (A) 5: 55—99.

— (1975): Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) parasites des Columbiformes: diagnose générique et position phylogénétique. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne), 4 (1): 57—70.

— (1976): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes: Género *Auricotes* Kéler, 1939. — Lisbonne.

— (1980): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes: Género *Physconelloides* Ewing, 1927. — Lisbonne.

— (1980): Contribution à l'étude des Mallophages des Columbiformes africains. V. — Sur une collection de Mallophages (Insecta, Mallophaga) rencontrés sur des Columbiformes africains. — Ann. Mus. roy. Afr. centr., in-8°, Sci. zool. 232: 57—97.

— (1980): Études sur les Mallophages (Insecta, Mallophaga) des Galliformes de l'Afrique Centrale. I — Genre *Amyrsidea* Ewing, 1927. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne), 9 (1—2): 81—104.
— (1981—82/1983): Études sur les Goniodidés (Mallophaga, Ischnocera) des Galliformes. II — Un nouveau genre, *Aurinirmus* nov., pour cinq espèces parasites des Megapodiidés. — Garcia de Orta, Sér. Zool. (Lisbonne) 10 (1—2): 115—124.
— (sous presse): Nouvelles études sur la systématique, la zoogéographie et l'écologie du genre *Columbicola* Ewing, 1929 (Mallophaga, Ischnocera).
— (sous presse): Estudos sobre os Goniodídeos (Mallophaga, Ischnocera) dos Columbiformes. XXI — Novas observações sobre os géneros *Saussurites* Tendeiro, 1971, *Physconelloides* Ewing, 1927, *Auricotes* Kéler, 1939, *Coloceras* Taschenberg, 1882, *Nitzschiella* Kéler, 1939 e *Stephanius* Tendeiro, 1959.

Adresse de l'auteur: Prof. Dr. João Tendeiro, Centro de Zoologia, Rua da Junqueira 14, 1300 Lisboa, Portugal.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Myrsidea lyali n. sp. (Phthiraptera: Menoponidae), ein neuer Federling von *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae)

von

HEINRICH KLOCKENHOFF †

Von Herrn C.H.C. Lyal (British Museum (Natural History), London) erhielt ich freundlicherweise drei ♂ und sechs ♀ der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915, die von *Fringilla coelebs gengleri* in Irland gesammelt wurden. Ein Vergleich dieser Myrsideen mit den mir bekannten Taxa dieser Gattung ergab deutliche Unterschiede, die die Beschreibung einer neuen Art erfordern. Ich widme sie meinem Kollegen Christopher H.C. Lyal.

Myrsidea lyali n. sp.

Wirt: *Fringilla coelebs gengleri* Kleinschmidt, 1909.

Holotypus: ♂, Co. Cavan, Crossdoney, V. 1937, Brit.Mus. 1980-40a (im BMNH).

Paratypen: 2 ♂ und 6 ♀, gleiche Daten wie Holotypus (Brit.Mus. 1980-40 und ZFMK 1983-27).

Myrsidea lyali ist charakterisiert durch die Ausbildung des männlichen Genitale (Abb. 1c und 4e) und der weiblichen Abdominaltergite I—IV (Abb. 3b), die Reduktion des Hypopharyngealsklerits (Abb. 2a), sowie durch die thorakale und abdominale Beborstung.

Die präokulare Kopfpartie ist abgerundet, die Ecken im Bereich der 10. Kopfborsten treten kaum hervor (Abb. 2a). Die Kopfseta 10 (vgl. Clay 1966, Abb. 1) ist deutlich kürzer und zarter als die Seta 11. Länge Kopfseta 10, ♂ (n = 5): 58—78 μ ($\bar{x}$ = 71,8; s = 8,556); ♀ (12): 71—108 μ (82,8; 9,599); Seta 11, ♂: 97—121 μ (109,4; 11,502); ♀: 121—145 μ (128,7; 6,665). Das Verhältnis der Borstenlängen 11 : 10 beträgt bei den ♂ 1,28—1,68 (1,53; 0,163), bei den ♀ 1,24—1,83 (1,57; 0,162). Das Hypopharyngealsklerit ist stark reduziert; die Gula trägt bei den ♂ (3) 10—11 (10,33; 0,577), bei den ♀ (6) 9—11 (10,17; 0,752) Borsten, wobei das untere Paar deutlich länger und stärker ausgebildet ist als die übrigen.

Am Hinterrand des Pronotum tragen ♂ und ♀ in der Regel 6 lange (1 ♀ mit 7) Setae. Der Borstensaum des Metanotum ist bei den ♂ geteilt, bei den ♀ durchgehend und trägt 8—10 (9,33 (3); 1,154) bzw. 17—21 (19,33 (6); 1,366) Borsten; die Pleurite des Metathorax sind bei den ♂ (6) regelmäßig mit 3, bei den

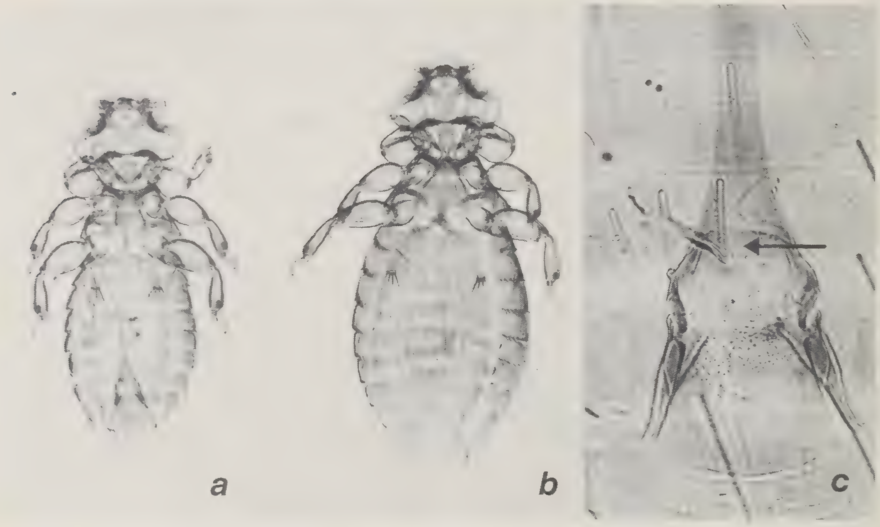


Abb. 1: *Myrsidea lyali*, Holotypus ♂ (a), Paratypus ♀ (b) und ♂ Genitale (← Genitalsklerit) (c).

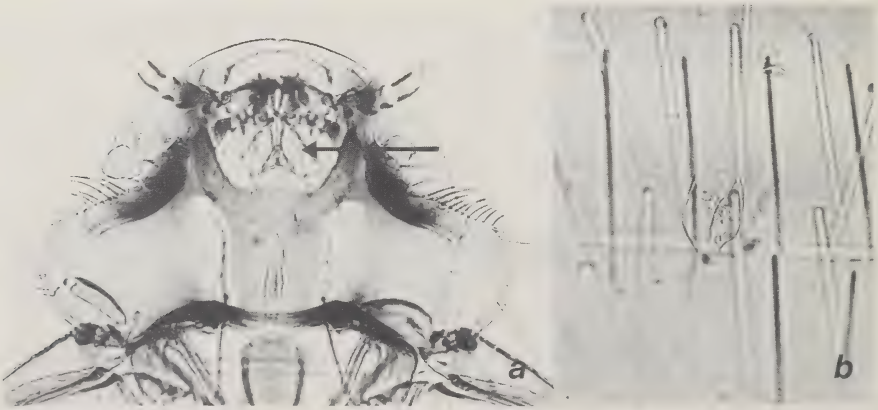


Abb. 2: *Myrsidea lyali*, Paratypus ♀, Kopf (← Hypopharyngealsklerit) (a) und Bursa (b).

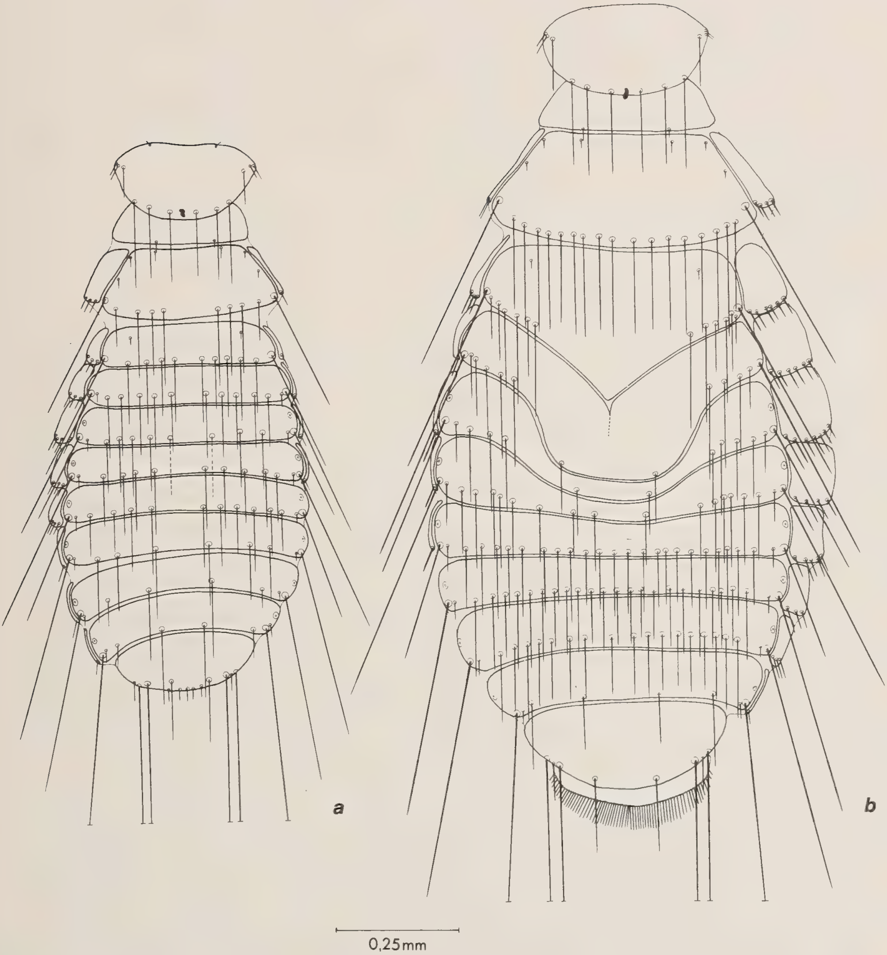


Abb. 3: *Myrsidea lyali*, ♂ (a) und ♀ (b), Thorax und Abdomen (dorsal).

♀ (11) mit 2−4 (3,18; 0,603) kurzen kräftigen Borsten besetzt. Die Metasternalplatten tragen bei ♂ und ♀ in der Regel 6 (1 ♀ mit 7) Setae. Die Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III ist bei den ♀ (11) nur geringfügig größer als bei den ♂ (6) (♂: 13−16; 14,50; 1,048; ♀: 14−18; 15,67; 1,230).

Die Abdominaltergite I−IV sind bei den ♀ median caudad ausgebuchtet und charakteristisch beborstet (Abb. 3b). Alle Tergite (♂ und ♀) tragen lange Postspirakularborsten, die der Tergite III und V sind deutlich kürzer als die der übrigen Tergite. Das Abdominalsternit I ist reduziert und unbeborstet. Das Sternit

II ist auf der Fläche bei den ♂ (3) mit 9—12 (10,0; 1,173), bei den ♀ (5) mit 13—15 (14,00; 1,000), der Hinterrand mit 12—14 (♂ (3): 13,33; 1,154) bzw. 16—25 (♀ (6): 19,67; 3,011) Borsten besetzt; die Stachelhügel tragen bei ♂ und ♀ in der Regel (1 ♂ mit 3) 4 kräftige Stacheln (Abb. 4c, d).

Das männliche Genitale (Abb. 1c und 4e) ist charakteristisch ausgebildet. Danach läßt sich *M. lyali* keiner der bekannten Artengruppen zuordnen (Clay 1982 in litt.).

Die Angaben zu Körpermaßen und abdominaler Beborstung sind nachstehend aufgeführt. Die Anfertigung der Zeichnungen erfolgte nach Totalpräparaten, aus- oder abgebrochene Borsten wurden nach anderen Präparaten ergänzt. Die Länge der 10. und 11. Kopfborsten ermittelte ich durch Projektion.

Körpermaße (in mm). Caput-Länge ♂ (n = 3): 0,29—0,32 ($\bar{x}$ = 0,30; s = 0,014); ♀ (n = 6): 0,33—0,35 ($\bar{x}$ = 0,34; s = 0,006); Caput-Breite ♂: 0,44—0,45 (0,446; 0,006); ♀: 0,50—0,53 (0,51; 0,010); Prothorax L. ♂: 0,15—0,17 (0,16; 0,003); ♀: 0,18—0,20 (0,19; 0,007); Prothorax B. ♂: 0,28—0,30 (0,29; 0,011); ♀: 0,33—0,35 (0,34; 0,006); Pterothorax L. ♂: 0,24—0,25 (0,246; 0,002); ♀: 0,31—0,34 (0,33; 0,008); Pterothorax B. ♂: 0,42—0,45 (0,43; 0,018); ♀: 0,57—0,61 (0,59; 0,013); Abdomen L. ♂: 0,77—0,79 (0,78; 0,010); ♀: 1,08—1,15 (1,11; 0,023); Abdomen B. ♂: 0,54—0,57 (0,55; 0,010); ♀: 0,76—0,85 (0,80; 0,037); Gesamtlänge ♂: 1,44—1,46 (1,45; 0,011); ♀: 1,83—1,90 (1,86; 0,028); Caput-Index (L : B) ♂: 1,44—1,53 (1,45; 0,014); ♀: 1,48—1,52 (1,50; 0,013).

Beborstung des Abdomens. 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (n = 3): 13—14 ($\bar{x}$ = 13,67; s = 0,577); ♀ (n = 6): 13—16 ($\bar{x}$ = 14,50; s = 1,048); II ♂: 12—14 (13,0; 1,000); ♀: 12—14 (12,66; 0,516); III ♂: 11—14 (12,67; 1,154); ♀: 13—16 (14,33; 1,211); IV ♂: 13—15 (13,67; 1,154); ♀: 19—22 (20,83; 1,169); V ♂: 12—14 (12,67; 1,154); ♀: 26—30 (27,50; 1,643); VI ♂: 10—11 (10,67; 0,577); ♀: 22—32 (25,5; 3,507); VII ♂: 8—10 (8,67; 1,154); ♀: 18—23 (20,83; 1,772); VIII ♂: 7—8 (7,67; 0,577); ♀: 8. 2. Anzahl der sternalen Setae, III ♂: 21—25 (23,33; 2,081); ♀: 45—57 (51,83; 5,036); IV ♂: 24—30 (28,0; 3,464); ♀: 59—74 (64,67; 5,501); V ♂: 27—36 (31,67; 4,509); ♀: 59—81 (66,0; 8,197); VI ♂: 20—28 (23,67; 4,041); ♀: 38—60 (44,0; 8,173); VII ♂: 13—16 (15,0; 1,732); ♀: 22—29 (25,38; 2,316); VIII + IX ♂: 25—26 (25,33; 0,577); ♀: 22—30 (25,50; 3,016); Vulva-Rand: 9—13 (10,50; 1,516). 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (n = 5): 6—8 (7,0; 1,000); ♀ (n = 10): 9—15 (10,60; 1,712); IV ♂ (5): 6; ♀ (11): 8—11 (9,18; 0,981); V ♂ (5): 6; ♀ (11): 7—10 (8,09; 1,044); VI ♂ (4): 5—6 (5,75; 0,500); ♀ (11): 5—8 (6,45; 0,820); VII ♂ (4): 4—5 (4,75; 0,500); ♀ (10): 4—5 (4,80; 0,421); VIII ♂ (5) und ♀ (10): 3.

Wie Clay (1970 p. 569) darlegt, werden Finkenvögel nur selten von Mallophagen der Gattung *Myrsidea* parasitiert. Im Zusammenhang mit der vorliegenden Untersuchung wurden ca. 600 Bälge von *Fringilla coelebs* ssp., darunter auch 26 von *F. c. gengleri*, aus der ornithologischen Sammlung des ZFMK untersucht, ohne daß ein *Myrsidea*-Befall festzustellen war.

Die Bildung von Artengruppen innerhalb der Gattung *Myrsidea* beruht auf der Ausbildung des männlichen Genitalsklerits und der weiblichen Bursa copulatrix (Clay 1966: 337). In zahlreichen Untersuchungen hat sich gezeigt, daß die so gebildeten Artengruppen der Myrsideen in der Regel auch Gruppen verwandter Wirte parasitieren (Clay 1970: 567), so bei den Myrsideen der Turdinae (Clay 1966), Icteridae (Clay 1968), Timaliinae (Tandan & Clay, 1971) und Corvidae (Klockenhoff 1980 und 1981). In ihrer Untersuchung über die Myrsideen der

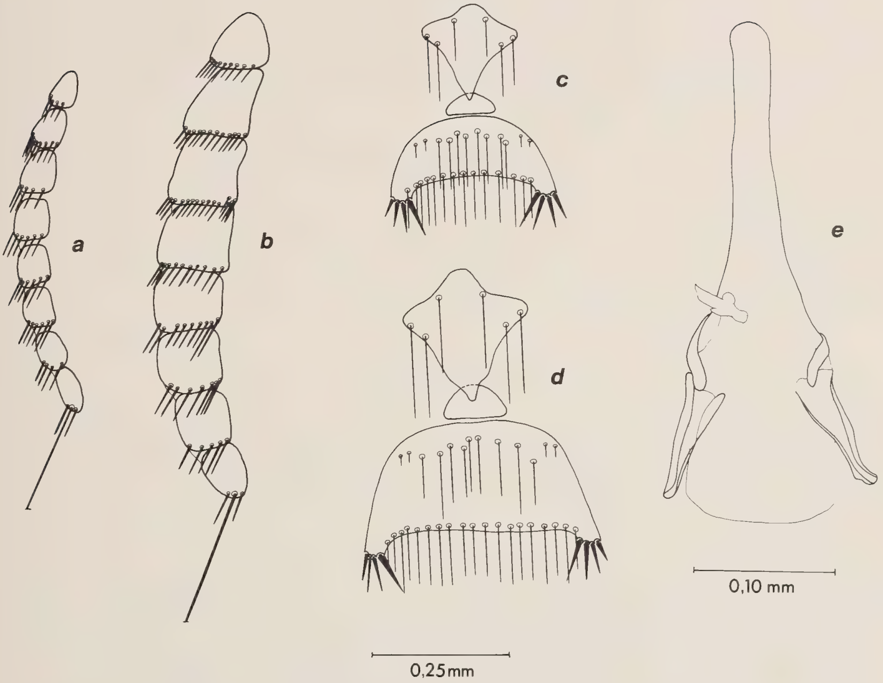


Abb. 4: *Myrsidea lyali*, a (♂) und b (♀) Abdominalpleurite; c (♂) und d (♀) Metasternalplatte und Abdominalsternite I u. II; e ♂ Genitale.

Estrildidae stellt Clay (1970: 569, Abb. 7) auch eine Gruppierung der Myrsideen der Finkenvögel dar. Darin bilden die Myrsideen der Fringillidae *Carduelis*, *Serinus* und *Carpodacus* sowie die der zu den Emberizidae gehörenden Gattung *Sporophila* gemeinsam mit denen der Ploceidae *Passer*, *Ploceus*, *Malimbus*, *Quelea*, *Foudia* und *Euplectes* die „Gruppe B". In einer vorangegangenen Wiederbeschreibung von *Myrsidea serini* (Séguy) wurde diese Art auf folgenden Wirten festgestellt: *Carduelis chloris*, *Carduelis carduelis britannica*, *Carduelis carduelis parva*, *Serinus serinus*, *Serinus canaria* f. dom. und *Emberiza citrinella caliginosa* (s. Klockenhoff 1984).

Sowohl das Genitalsklerit als auch die Bursa copulatrix (Abb. 2 b) von *M. lyali* sind von denen von *M. serini* sehr deutlich verschieden, so daß *M. lyali* nicht in die von Clay beschriebene Gruppe gestellt werden kann. Da *M. lyali* bisher nur durch das vorliegende Material von Buchfinken aus Irland vertreten ist, kann nicht ausgeschlossen werden, daß es sich bei diesen Exemplaren um eine Kontamination oder um eine — eventuell lokale — Sekundärinfestation handelt.

Dank

Frau Dr. T. Clay (London) bin ich für wertvolle Ratschläge und Herrn C.H.C. Lyal (Brit. Mus. (Nat. Hist.), London) für die Bereitstellung des Materials dankbar.

Summary

Myrsidea lyali (Phthiraptera: Menoponidae), a new species from *Fringilla coelebs* (Passeriformes: Fringillidae)

A new species of *Myrsidea, M. lyali*, is described and illustrated. The specimens were collected from the Chaffinch, *Fringilla coelebs gengleri* in Ireland.

Literatur

Clay, T. (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston I (Menoponidae: Mallophaga). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entom. 17: 329—395.

— (1968): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston III (Menoponidae: Mallophaga). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entom. 21: 205—243.

— (1970): Species of *Myrsidea* (Insecta: Mallophaga) parasitic on the Estrildidae (Aves). — H.D. Srivastra Commem. Vol. (Izatnager): 561—570.

Klockenhoff, H. (1980): *Myrsidea karyi* (Mallophaga: Menoponidae), a new species from *Corvus orru* (Passeriformes: Corvidae). — Pacific Insects 22 (1—2): 115—122.

— (1981): Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Rabenvögeln (Corvidae) — II. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 195—219.

— (1982): Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 407—411.

— (1984): A redescription of *Myrsidea serini* (Mallophaga: Menoponidae), a parasite from passerine birds. — N. Z. Journ. Zool. 11: 17—22.

Tandan, B.K., & T. Clay (1971): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston. — VI. (Phthiraptera, Amblycera: Menoponidae). — Trans. R. ent. Soc. Lond. 123 (2): 209—246.

Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — II.

von

HEINRICH KLOCKENHOFF †

In einer vorangegangenen Untersuchung (Klockenhoff 1982) wurde eine neue *Myrsidea*-Art, *M. eisentrauti*, von *Sporopipes squamifrons* beschrieben. Für die vorliegende Bearbeitung untersuchte ich Myrsideen der Webervogel-Gattungen *Textor*, *Philetairus* und *Bubalornis*. Ein Vergleich mit den mir bekannten *Myrsidea*-Arten ergab deutliche Unterschiede, die die Beschreibung neuer Taxa erforderlich machen.

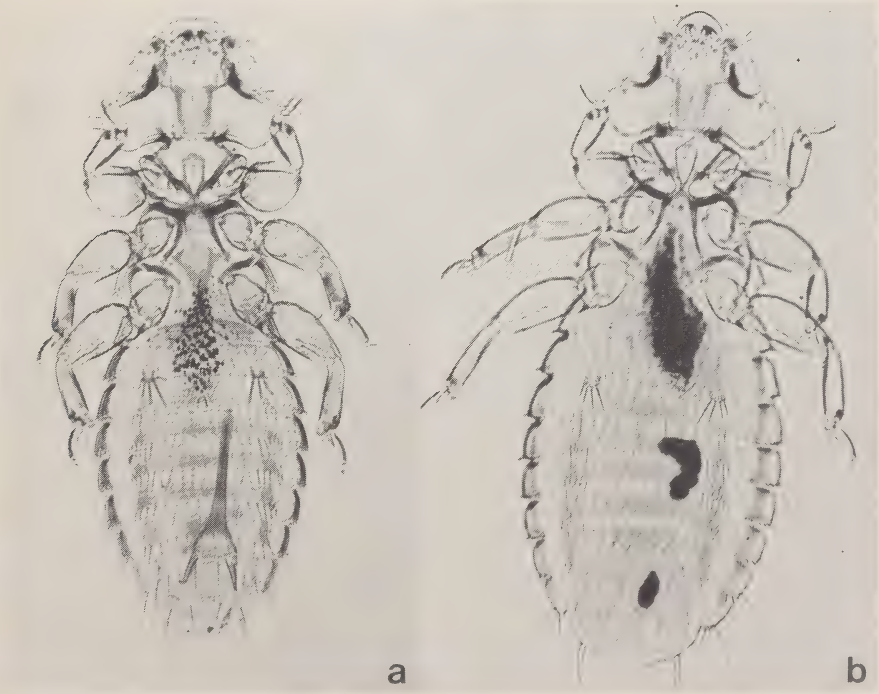


Abb. 1: *Myrsidea textoris*, Holotypus ♂ (a) und Paratypus ♀ (b).

Das Material wurde mir freundlicherweise von den Herren Dr. J.A. Ledger (South African Institute for Medical Research, Johannesburg) und C.H.C. Lyal (British Museum (Natural History), London) zur Verfügung gestellt.

1. *Myrsidea textoris* n. sp.

(Abb. 1—3, 10a, 11a und d)

Wirte: *Textor cucullatus* (Müller, 1776), *Textor capensis olivaceus* (Hahn, 1822) und *Textor velatus* (Vieillot, 1819).

Holotypus: ♂, Accra (Ghana), 14. 2. 1972, leg. Wink, ZFMK 1973-1809a (von *T. c. cucullatus*).

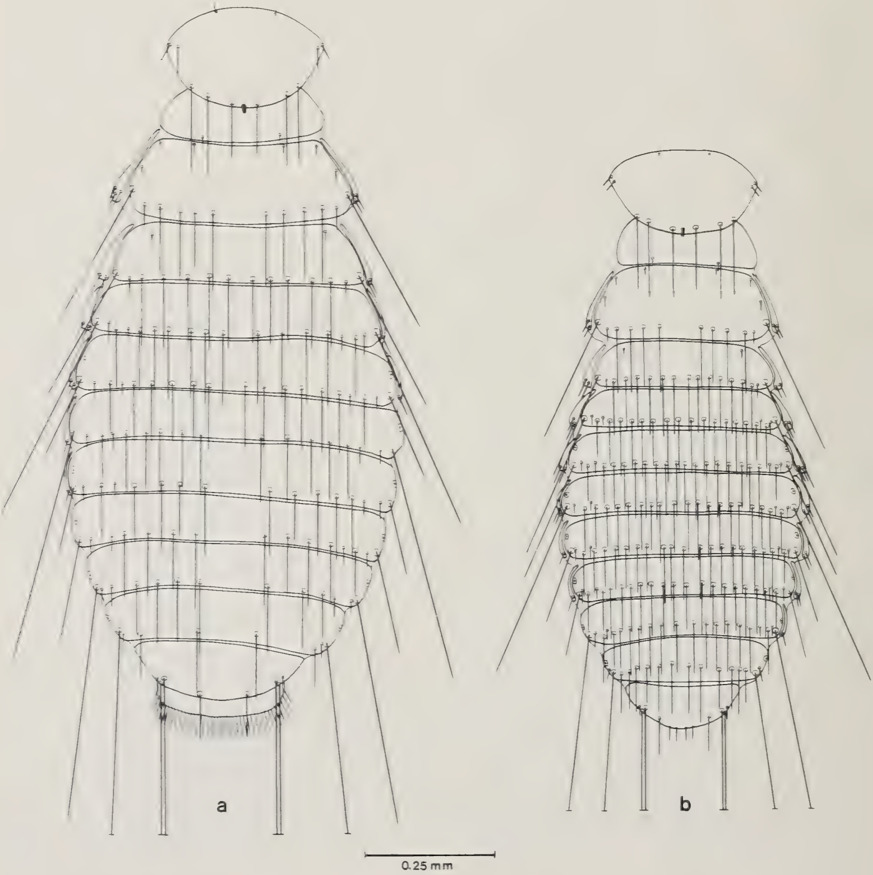


Abb. 2: *Myrsidea textoris* ♀ (a) und ♂ (b), Thorax und Abdomen (dorsal).

Paratypen: 4 ♀, gleiche Daten wie Holotypus, 4 ♀, ebendaher, 22. 2. 1972, ZFMK 1973-1809b; 1 ♂, Maipai, Limpopo River, Port. E. Africa, 6. 8. 1953, S.A.I.M.R. (von *T. cucullatus nigriceps* (Layard, 1867)); 1 ♀, X. 1972, Pietermaritzburg, Natal (von *T. cucullatus spilonotus* Vigors, 1831); 3 ♂, 2 ♀, Mafeking, Cape Province, 5. 12. 1966 (von *T. capensis olivaeus*); 4 ♂, 11 ♀, 13. 1. 1965, Cape Province und 1 ♀, 20. 12. 1955, Debeete, Bechuanaland, Brit. Mus. 1956-561 (von *T. v. velatus*). Holotypus im ZFMK, Paratypen ebenda, im S.A.I.M.R. und im BMNH.

Die vorliegenden drei *Myrsidea*-Populationen (vgl. Klockenhoff 1980) von *Textor cucullatus, capensis* und *velatus* wurden miteinander verglichen (t-Test). Sie weisen in Körpermaßen und Beborstung nur wenige signifikante Unterschiede auf, so daß sie als eine Art anzusehen sind.

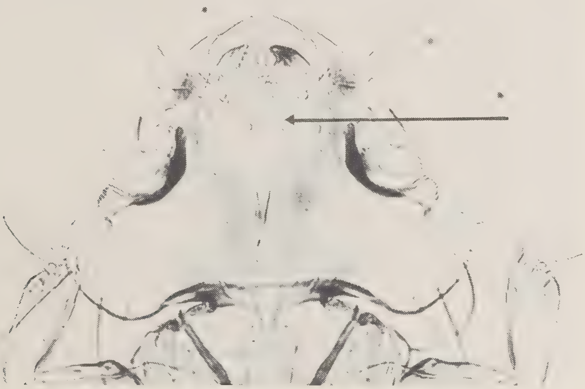


Abb. 3: *Myrsidea textoris* ♀ Kopf (← Hypopharyngealsklerit).

Diagnose. Hypopharynx stark reduziert (Abb. 3), Metasternalplatte und Abdominalsternite I und II wie in Abb. 11a und d. Weibliches Metanotum und Abdominaltergite I—III nicht verlängert, abdominal-tergales Beborstungsmuster s. Abb. 2. Kopfborste 10 deutlich kürzer und zarter als Borste 11. Männliches Genitale und Genitalsklerit wie in Abb. 10a.

Die Ausbildung des männlichen Genitale, speziell des Genitalsklerits, gibt innerhalb der Gattung *Myrsidea* Hinweise auf nähere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen Arten (vgl. u.a. Clay 1966 und 1968, Klockenhoff 1969 und 1980, Tandan & Clay 1971). Danach bildet *Myrsidea textoris* gemeinsam mit *M. queleae* Tendeiro und *M. serini* (Séguy) eine Artengruppe, für die ich die Bezeichnung „*Myrsidea serini*-Gruppe" vorschlage.

Von *M. serini* und *M. queleae* unterscheidet sich *textoris* durch die Längen der 10. und 11. Kopfborsten und deren Relation, die abdominale Beborstung und die Maße einiger Körperabschnitte. Ein Vergleich (t-Test) dieser drei Arten ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1: Signifikanzprüfung (t-Test) der Untersuchungskriterien bei *Myrsidea textoris*, *queleae* und *serini*.

	M. textoris : M. queleae		*M. serini : M. queleae*		*M. textoris : M. serini*	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Körpermaße						
Kopf - Länge	●●	●●●	●●●	—	—	●●●
Kopf - Breite	●●	●●●	—	○	●●	●●
Prothorax - Länge	●●	—	●●	●	●●●	●●●
Prothorax - Breite	—	—	—	—	●●●	●●●
Pterothorax - Länge	—	●●	—	●●●	●●●	●●
Pterothorax - Breite	○	—	—	—	●	●
Abdomen - Länge	—	—	●	●	●●	●●
Abdomen - Breite	●●	—	●●●	—	—	—
Gesamtlänge	—	—	●●	●	●●●	●●●
Kopfindex (B : L)	—	—	—	—	●	—
Beborstung						
Länge Kopf - Seta 10	●	—	—	●	●●●	●●●
Länge Kopf - Seta 11	●	●●	●	●●	—	—
Länge Seta 11 : Seta 10	●●	●●●	—	—	●●●	●●●
Gula	—	—	○	●●●	●●●	●●●
Pronotum - Hinterrand	—	—	—	—	—	—
Metanotum - Hinterrand	●●	—	○	—	●●●	●●
Metathorax - Pleurite	●●●	—	—	—	●●●	●●●
Metasternalplatte	—	—	—	—	—	—
Femur III	—	—	—	—	●●●	●●●
Abdomen						
Tergit I	●●	●●●	●●●	●●●	—	●●
II	●●●	●●●	●●●	●●●	—	—
III	●●●	●●	●●●	●●●	●●	○
IV	●●	●●●	●●●	●●●	●	●●
V	●●	●●	●●●	●●●	●	●●●
VI	●●	—	●●●	●●●	●	●●●
VII	●	—	●●●	●●	●●	●●●
VIII	○	—	●●●	—	●●	—
Sternit II						
- Fläche	—	—	●●●	●●●	●●●	●●●
- Hinterrand	●	●	●●●	●●●	●●	●●
- Stachelhügel	○	—	—	○	●	—
III	—	—	○	—	—	—
IV	●●	●●	—	●	●●●	●
V	●	●●	—	●	●●●	—
VI	●●●	○	●●●	●	●●	—
VII	●●	—	●●●	●	—	●●●
VIII + IX	—	—	●●●	—	●●●	●●
Analöffnung (♂) / Vulva (♀)	—	—	—	—	—	—
Pleurit III	●	●●	●	●●●	—	●●
IV	○	●●●	—	●●●	○	—
V	—	—	—	—	—	—
VI	○	●	●●●	○	—	—
VII	●	●●●	●	●●●	—	—
VIII	—	—	—	—	—	—

●●●: $P \leq 0,001$; ●●: $0,01 \geqq P > 0,001$; ●: $0,005 \geqq P > 0,01$; ○: $0,10 \geqq P > 0,05$; —: $P > 0,10$

Beborstung des Kopfes. Kopfborste 10 (vgl. Clay 1966, Abb. 1) bei ♂ und ♀ deutlich kürzer als Borste 11; Länge Borste 10, ♂ (n = 14): 47—67 μ ($\bar{x}$ = 56,4; s = 6,618); ♀ (28): 47—70 μ (57,1; 6,575); Borste 11, ♂: 72—86 μ (80,0; 4,867); ♀: 72—97 μ (84,8; 6,723); Länge Borste 11 : Länge Borste 10, ♂: 1,10—1,77 (1,45; 0,182); ♀: 1,30—2,00 (1,50; 0,169). Gula in der Regel mit 5 + 5 Borsten, einige ♂ und ♀ mit 4 + 4, 5 + 4 und 5 + 6 Borsten (♂ (9): 8—11; 9,67; 0,866; ♀ (23): 8—11; 9,78; 0,599).

Beborstung des Thorax. Hinterrand des Pronotum bei ♂ (9) und ♀ (23) mit 6 (1 ♀ mit 7) langen Setae. Borstensaum des Metanotum geteilt, bei ♂ (9) und ♀ (23) mit 10—12 Setae (♂: $\bar{x}$ = 11,12; s = 0,833; ♀: 11,44; 0,662). Pleurite des Metathorax bei ♂ (17) mit 2—3 (2,47; 0,514), bei ♀ (42) mit 2—4 (2,83; 0,489) kurzen Borsten. Metasternalplatte (Abb. 11 a und d) bei ♂ (9) und ♀ (21) mit 3 + 3 (2 ♀ mit 3 + 4) Setae. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur, ♂ (17): 13—15 (14,0; 0,707); ♀ (45): 14—18 (15,47; 1,217).

Beborstung des Abdomens. Postspirakularsetae der Tergite III kürzer, die der Tergite V und VI wesentlich kürzer als die der übrigen Tergite (♂ und ♀). 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (n = 9): 14—20 ($\bar{x}$ = 16,78; s = 1,855); ♀ (n = 23): 14—19 (16,22; 1,166); II ♂: 17—22 (19,56; 1,810); ♀ (22): 15—20 (17,41; 1,221); III ♂: 19—24 (21,22: 1,563; ♀: (23) 16—20 (17,70; 1,294); IV ♂: 16—27 (20,56; 3,609); ♀: 14—18 (16,26; 1,176); V ♂: 16—25 (20,0; 2,872); ♀: 12—18 (15,93; 1,405); VI ♂: 16—24 (19,0; 3,202); ♀: 11—16 (13,70; 1,428); VII ♂: 15—21 (17,44; 1,810); ♀: 8—14 (11,09; 1,378); VIII ♂: 12—17 (14,44; 1,740); ♀: 7—8 (7,96; 0,213). 2. Anzahl der sternalen Setae. Sternit I reduziert, halbmondförmig und unbeborstet. Sternit II auf der Fläche bei den ♂ (9) mit 10—14 (12,0; 1,414), bei den ♀ (21) mit 9—14 (11,62; 1,564), am Hinterrand mit 10—15 (♂: 13,22; 1,394) bzw. 12—18 (♀: 15,27; 1,667) Borsten; Stachelhügel bei den ♂ (18) mit jeweils 3—4 (3,61; 0,501), bei den ♀ (46) mit 4—5 (4,02; 0,147) kräftigen Stacheln. III ♂ (n = 9): 18—24 (21,0; 2,000); ♀ (22): 20—29 (24,27; 2,413); IV ♂: 24—30 (27,56; 2,127); ♀: 27—41 (34,41; 3,187); V ♂: 24—34 (29,33; 3,162); ♀: 30—40 (35,18; 3,172); VI ♂: 21—27 (23,89; 1,621); ♀: 20—31 (26,68; 3,357); VII ♂: 14—19 (17,0; 1,581); ♀: 14—22 (18,27; 2,333); VIII + IX ♂: 19—23 (21,0; 1,323); ♀: 14—21 (17,86; 2,053); männliche Analöffnung mit 6—10 (8,11 (9); 1,054) kleinen Börstchen, ♀ mit 8—11 (9,09 (22); 0,921) Setae am Rand der Vulva. 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (n = 17): 6—8 (6,53; 0,624); ♀ (n = 39): 6—9 (7,13; 0,695); IV ♂ (16): 5—7 (5,88; 0,619); ♀ (38): 5—8 (6,26; 0,759); V ♂ (17): 4—7 (5,29; 0,849); ♀ (38): 4—6 (5,29; 0,565); VI ♂ (15): 4—6 (4,73; 0,703); ♀ (49): 3—6 (4,72; 0,554); VII ♂ (15): 3—4 (3,87; 0,352); ♀ (40): 3—5 (4,07; 0,349); VIII ♂ (16): 2—3 (2,94; 0,250); ♀ (39): 3,00.

Körpermaße (in mm). Caput-Länge ♂ (n = 9): 0,28—0,30 ($\bar{x}$ = 0,29; s = 0,006); ♀ (n = 23): 0,30—0,32 (0,31; 0,006); Caput-Breite ♂: 0,37—0,41 (0,39; 0,017); ♀: 0,40—0,44 (0,42; 0,012); Prothorax-Länge ♂: 0,15—0,16 (0,15; 0,003); ♀: 0,16—0,18 (0,17; 0,011); Prothorax-Breite ♂: 0,25—0,28 (0,27; 0,007); ♀: 0,27—0,30 (0,29; 0,007); Pterothorax-Länge ♂: 0,20—0,24 (0,22; 0,012); ♀: 0,23—0,27 (0,25; 0,011); Pterothorax-

Breite ♂: 0,34—0,38 (0,36; 0,010); ♀: 0,41—0,45 (0,43; 0,012); Abdomen-Länge ♂: 0,66—0,75 (0,71; 0,035); ♀: 0,81—0,99 (0,89; 0,051); Abdomen-Breite ♂: 0,46—0,50 (0,48; 0,013); ♀: 0,51—0,69 (0,63; 0,032); Gesamtlänge ♂: 1,26—1,38 (1,34; 0,041); ♀: 1,50—1,68 (1,58; 0,052); Caput-Index ♂: 1,27—1,40 (1,35; 0,042); ♀: 1,29—1,40 (1,34; 0,033).

2. *Myrsidea ledgeri* n. sp.

(Abb. 4—6, 10b, 11b und e)

Wirt: *Philetairus socius* (Latham, 1790).

Holotypus: ♂, Mafeking, Cape Province, S. Africa, 15. IV. 1970, leg. J.A. Ledger (von *P. socius lepidus* Smith, 1837).

Paratypen: 7 ♂, 7 ♀, gleiche Daten wie Holotypus; 1 ♀, Maltahöhe, Namaland, S.W. Africa, 10. 12. 1957, ZFMK 1981-344 und 2 ♂, 1 ♀, S.W. Africa, May 1959, Meinertzhagen Coll. 19030 (von *P. s. socius*). Holotypus im S.A.I.M.R., Paratypen ebenda, im BMNH und im ZFMK.

Ich widme diese Art Herrn Dr. John A. Ledger (South African Institute for Medical Research, Johannesburg).

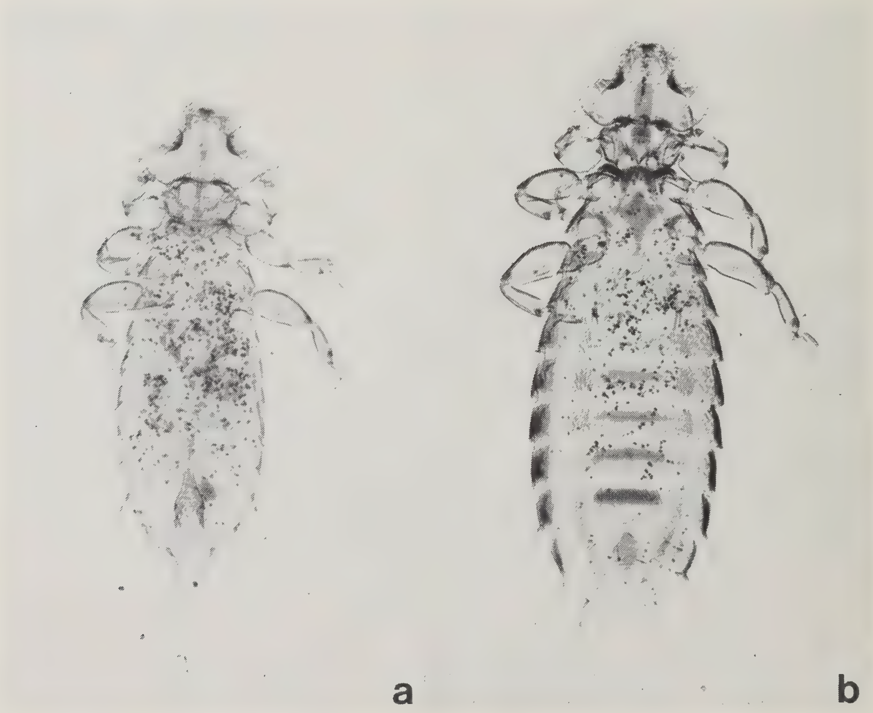


Abb. 4: *Myrsidea ledgeri*, Holotypus ♂ (a) und Paratypus ♀ (b).

Diagnose. Hypopharynx stark reduziert (Abb. 6), Metasternalplatte und Abdominalsternite I und II wie in Abb. 11b und e. Weibliches Metanotum und Abdominaltergite I—III nicht verlängert, abdominal-tergales Beborstungsmuster s. Abb. 5. Kopfborste 11 deutlich kürzer und zarter als Borste 10. Männliches Genitalsklerit wie in Abb. 10b.

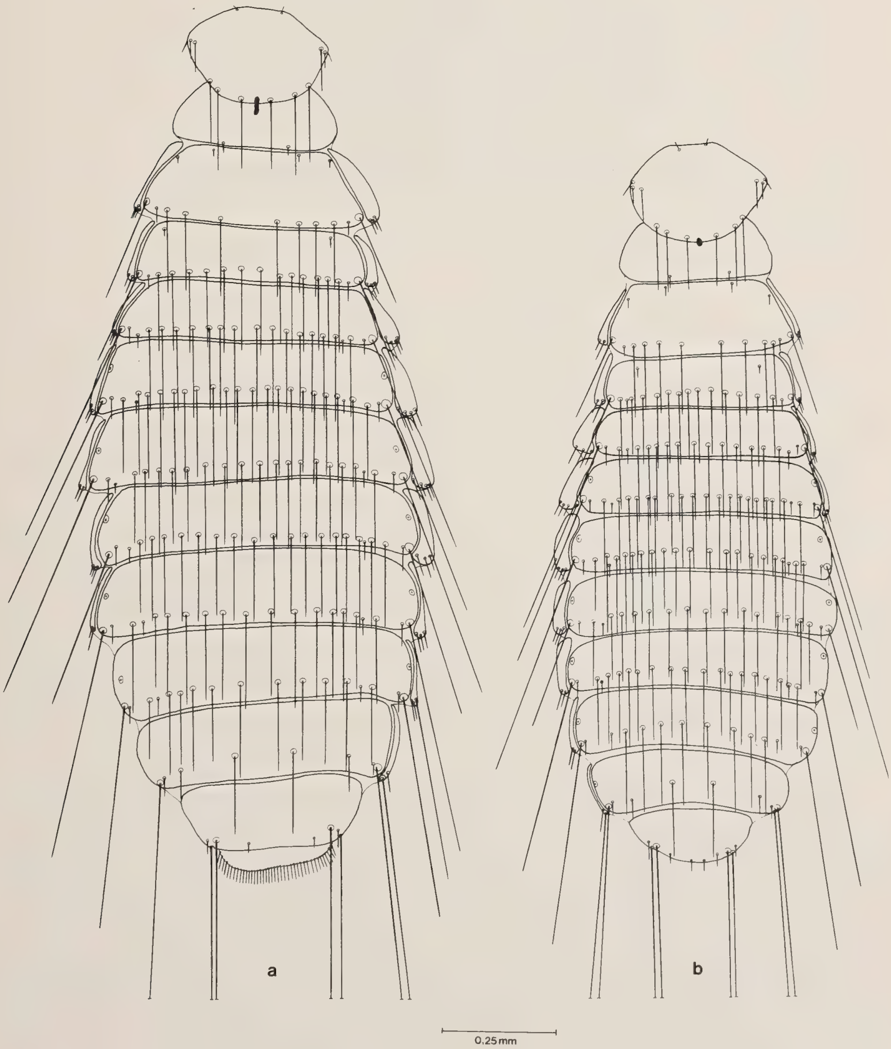


Abb. 5: *Myrsidea ledgeri* ♀ (a) und ♂ (b), Thorax und Abdomen (dorsal).

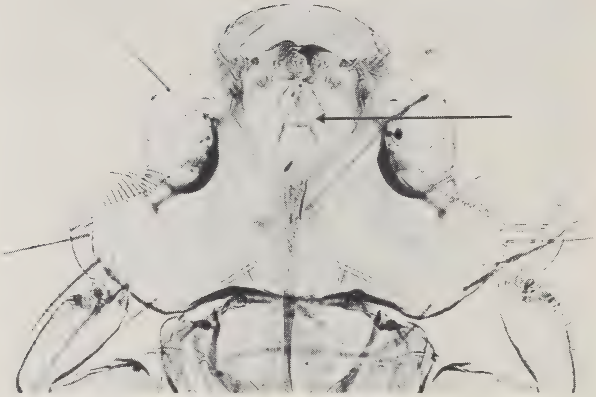


Abb. 6: *Myrsidea ledgeri* ♂ Kopf (← Hypopharyngealsklerit).

Beborstung des Kopfes. Länge Kopfborste 10, ♂ (n = 5): 113—135 μ (x̄ = 124,2; s = 8,467); ♀ (7): 128—144 μ (135,4; 5,318); Länge 11, ♂: 72—76 μ (74,8; 1,789); ♀: 76—88 μ (82,4; 5,503); Länge Borste 11 : Länge Borste 10, ♂: 0,56—0,67 (0,60; 0,045); ♀: 0,56—0,65 (0,61; 0,032). Gula bei der Mehrzahl der Exemplare mit 4 + 4, einige mit 4 + 3 oder 4 + 5 Borsten (♂ (10): 7—9; 8,10; 0,737; ♀ (9): 7—9; 8,11; 0,601).

Beborstung des Thorax. Hinterrand des Pronotum bei ♂ (10) und ♀ (9) mit 6 langen Borsten. Borstensaum des Metanotum geteilt, bei ♂ (10) mit 10—12 (x̄ = 11,30; s = 0,823), bei ♀ (8) mit 11—13 (12,0; 0,534) Setae. Pleurite des Metathorax mit 2—3 kurzen kräftigen Borsten, 1 ♀ Pleurit mit 5 Borsten (♂ (20): 2,35; 0,489; ♀ (15): 3,0; 0,654). Metasternalplatten (Abb. 11 b und e) bei ♂ (10) und ♀ (8) mit 6—8 Setae (♂: 7,0; 0,816; ♀: 6,63; 0,744). Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III, ♂ (14): 25—30 (27,36; 1,446); ♀ (16): 27—39 (32,81; 3,544).

Beborstung des Abdomens. Alle Tergite mit längeren lateralen Setae, laterale Seta des Tergits I kurz, Postspirakularborste des Tergit V in der Regel kürzer als die übrigen Tergite (s. Abb. 5). 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (n = 10): 17—21 (x̄ = 18,30; s = 1,251); ♀ (8): 19—22 (20,38; 1,302); II ♂ (9): 19—22 (19,89; 1,167); ♀: 19—23 (21,25; 1,448); III ♂ (10): 21—25 (22,50; 1,354); ♀: 22—26 (23,63; 1,407); IV ♂: 20—25 (22,80; 1,813); ♀: 23—28 (25,0; 1,690); V ♂: 20—26 (22,0; 1,763); ♀: 21—26 (23,38; 1,597); VI ♂: 18—22 (20,10; 1,449); ♀ (9): 19—23 (21,22; 1,301); VII ♂: 12—16 (15,0; 1,247); ♀: 15—17 (16,22; 0,833); VIII ♂ und ♀: 8. 2. Anzahl der sternalen Setae. Sternit I reduziert, halbmondförmig und unbeborstet, II auf der Fläche bei ♂ (10): 12—15 (13,70; 1,159), bei ♀ (8): 14—17 (15,25; 1,164) Setae, Hinterrand bei ♂ (9) mit 10—12

(10,78; 0,833), bei ♀ (8): 11—14 (12,0; 1,069) Borsten; Stachelhügel mit 2—3 Borsten (♂ (20): 2,05; 0,223; ♀ (18): 2,06; 0,235); III ♂ (8): 30—38 (33,25; 2,915); ♀ (8): 36—49 (42,50; 3,891); IV ♂ (9): 56—68 (62,11; 4,400); ♀ (9): 70—83 (77,89; 4,428); V ♂ (10): 44—62 (52,0; 5,696); ♀: 59—67 (63,78; 2,635); VI ♂ (9): 22—28 (25,11; 2,571); ♀: 28—38 (31,33; 2,915); VII ♂ (10): 4—7 (5,80; 0,788); ♀: 6—7 (6,33; 0,500); VIII + IX ♂: 6—8 (7,80; 0,632); ♀: 4; männliche Analöffnung mit 8 kleinen Börstchen; ♀ (8) mit 16—19 (17,55; 1,236) Setae am Rand der Vulva. 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (n = 16): 5—7 (5,69; 0,704); ♀ (13): 5—6 (5,62; 0,506); IV ♂ (19): 4—7 (5,37; 0,684); ♀ (15): 6—8 (6,53; 0,639); V ♂: 4—6 (4,74; 0,653); ♀: 5—7 (5,80; 0,676); VI ♂ (18): 4—5 (4,44; 0,511); ♀ (14): 4—6 (5,0; 0,679); VII ♂ (17): 3—4 (3,12; 0,332); ♀ (15): 3—4 (3,40; 0,507); VIII ♂ (19) und ♀ (12): 3.

Körpermaße (in mm). Caput-Länge ♂ (n = 10): 0,32—0,34 ($\bar{x}$ = 0,33; s = 0,004); ♀ (9): 0,35—0,37 (0,36; 0,007); Caput-Breite ♂: 0,43—0,45 (0,44; 0,009); ♀: 0,46—0,51 (0,48; 0,016); Prothorax-Länge ♂: 0,17—0,20 (0,19; 0,006); ♀: 0,19—0,23 (0,21; 0,011); Prothorax-Breite ♂: 0,27—0,30 (0,28; 0,010); ♀: 0,31—0,33 (0,32; 0,008); Pterothorax-Länge ♂: 0,25—0,28 (0,27; 0,010); ♀: 0,28—0,32 (0,30; 0,012); Pterothorax-Breite ♂: 0,40—0,45 (0,43; 0,016); ♀: 0,50—0,53 (0,52; 0,010); Abdomen-Länge ♂: 0,84—1,10 (1,0; 0,071); ♀: 1,24—1,41 (1,32; 0,101); Abdomen-Breite ♂: 0,54—0,62 (0,57; 0,025); ♀:

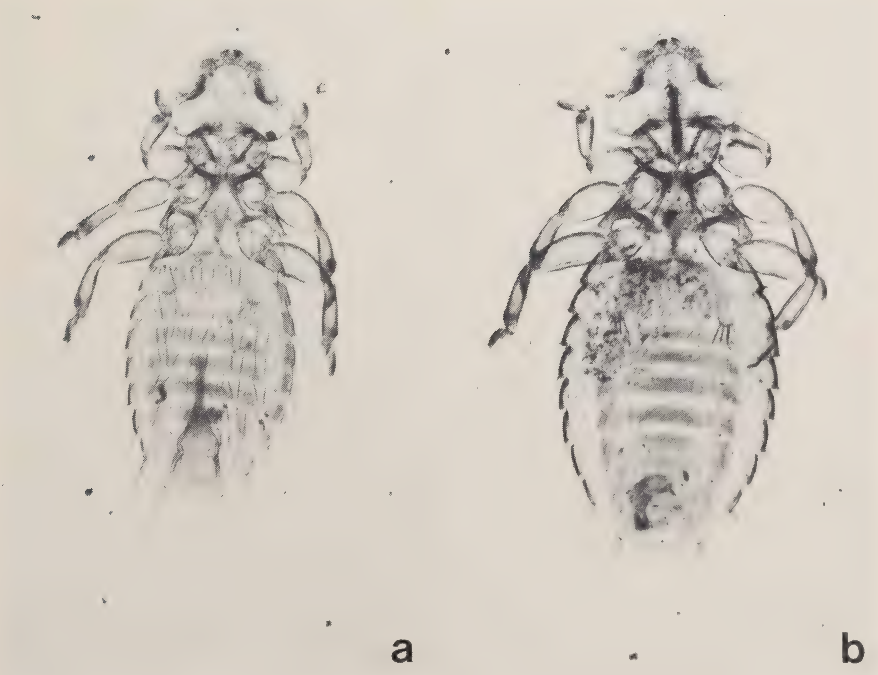


Abb. 7: *Myrsidea bubalornithis*, Holotypus ♂ (a) und Paratypus ♀ (b).

0,72—0,78 (0,74; 0,025); Gesamtlänge ♂: 1,60—1,87 (1,75; 0,073); ♀: 1,90—2,28 (2,14; 0,139); Caput-Index ♂: 1,28—1,35 (1,31; 0,022); ♀: 1,30—1,40 (1,35; 0,034).

3. *Myrsidea bubalornithis* n. sp.

(Abb. 7—9, 10c, 11c und f)

Wirt: *Bubalornis albirostris* (Vieillot, 1817).

Holotypus: ♂, Transvaal, 6. XII. 1953, S.A.I.M.R.

Paratypen: 2 ♀, gleiche Daten wie Holotypus, S.A.I.M.R. und Brit. Mus. 1954-474; 2 ♂, 2 ♀, Tsessebe, Bechuanaland, 28. XII. 1955, S.A.I.M.R. und Brit. Mus. 1956-561; 1 ♂,

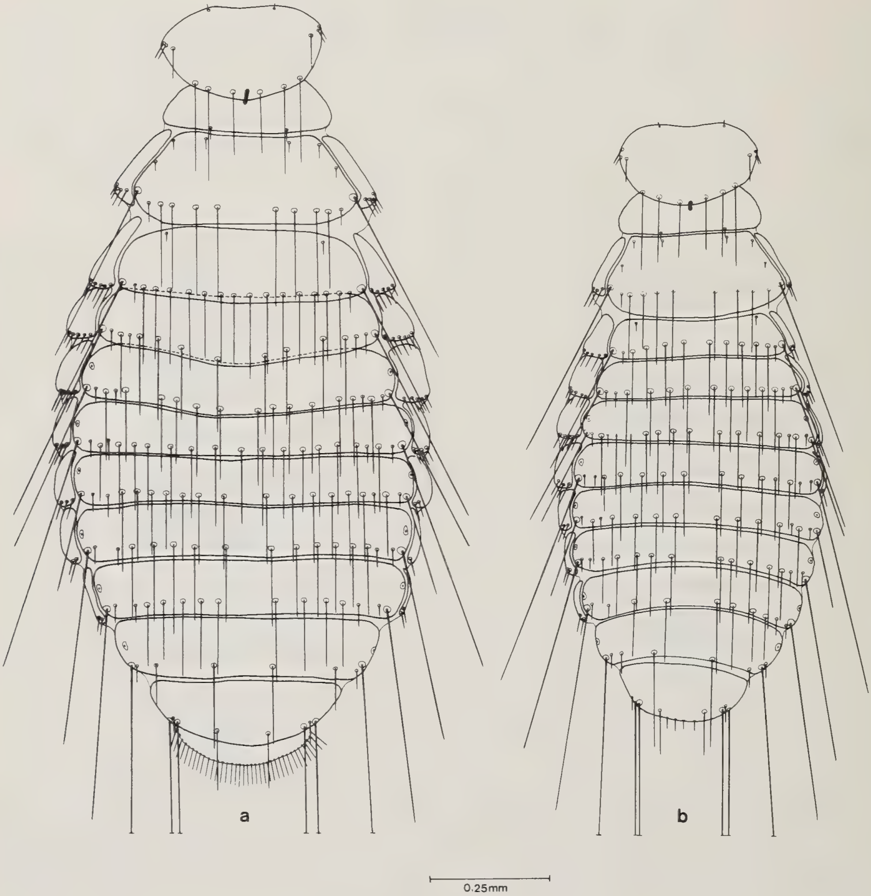


Abb. 8: *Myrsidea bubalornithis* ♀ (a) und ♂ (b), Thorax und Abdomen (dorsal).

Francistown, Bechuanaland, 18. XII. 1954, F. Zumpt coll., Brit. Mus. 1955-475; 1 ♂, 1 ♀, Khomas Hochland, S.W. Africa, 18. 1. 1972 (von *B. albirostris niger* Smith, 1836); 2 ♂, 2 ♀, Maroua, N. Cameroon, J. Mouchet coll. 1959, Brit. Mus. 1960-105 (von *B. a. albirostris*). Holotypus im S.A.I.M.R.; Paratypen ebenda, im BMNH und im ZFMK.

Diagnose. Hypopharynx stark reduziert (s. Abb. 8a). Weibliche Abdominaltergite I—III wenig verlängert, abdominal-tergales Beborstungsmuster wie in Abb. 8. Kopfborste 10 zarter, jedoch etwa gleich lang wie Borste 11. Männliches Genitalsklerit und Bursa copulatrix wie in Abb. 10c und 9a.

Beborstung des Kopfes. Länge Kopfborste 10, ♂ (n = 12): 67—88 μ (x̄ = 78,8; s = 7,120); ♀ (13): 60—97 μ (82,5; 9,483); Länge 11, ♂: 77—92 μ (82,2; 4,802); ♀: 74—97 μ (86,2; 6,780); Länge Borste 11 : Länge Borste 10, ♂: 0,93—1,34 (1,05; 0,111); ♀: 0,97—1,24 (1,05; 0,091). Gula bei der Mehrzahl der Exemplare mit 5 + 5 oder 6 + 6, einige mit 5 + 6 oder 4 + 5 Borsten (♂ (7): 9—12; 10,57; 0,975; ♀ (7): 10—12; 10,71; 0,951).

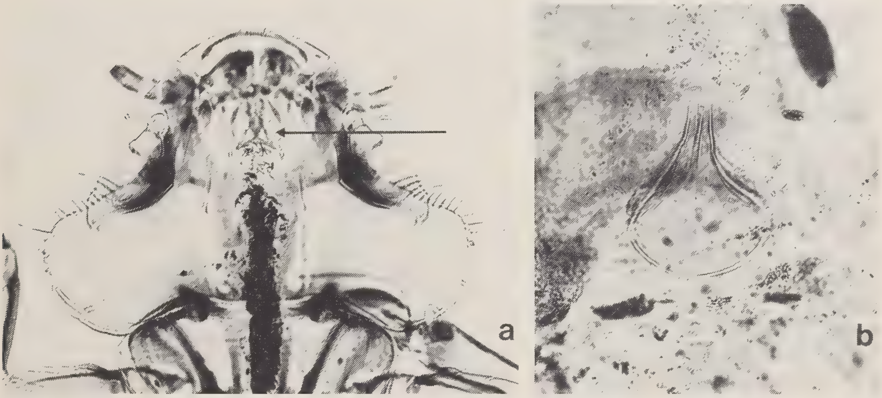


Abb. 9: *Myrsidea bubalornithis* ♀, Kopf (a) (← Hypopharyngealsklerit) und Bursa (b).

Beborstung des Thorax. Hinterrand des Pronotum bei ♂ (7) und ♀ (6) in der Regel mit 6, 1 ♀ mit 7 langen Setae. Borstensaum des Metanotum bei ♂ und ♀ geteilt, bei ♂ (7) mit 10—13 (x̄ = 11,14; s = 0,899), bei ♀ (7) mit 12—13 (12,43; 0,534) Setae. Pleurite des Metathorax mit 3—4 (♂ (14): 3,14; 0,363; ♀ (14): 3,79; 0,425) kurzen Borsten. Metasternalplatten (Abb. 11c und f) bei ♂ (7) und ♀ (7) regelmäßig mit 3 + 3 Setae. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III, ♂ (13): 15—20 (17,77; 1,363); ♀ (11): 17—22 (19,55; 2,381).

Beborstung des Abdomens. Alle Tergite mit längeren lateralen Setae, Postspirakularseta des Tergits V kürzer als die der übrigen Tergite. 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (n = 7): 15—20 (x̄ = 16,88; s = 1,951); ♀ (7): 20—24 (21,57; 1,812); II ♂: 13—16 (14,86; 1,069); ♀: 14—19 (16,57; 1,988); III ♂: 15—19 (16,71; 1,496); ♀: 17—20 (19,29; 1,112); IV ♂ (6): 16—19 (17,50; 1,224); ♀ (6):

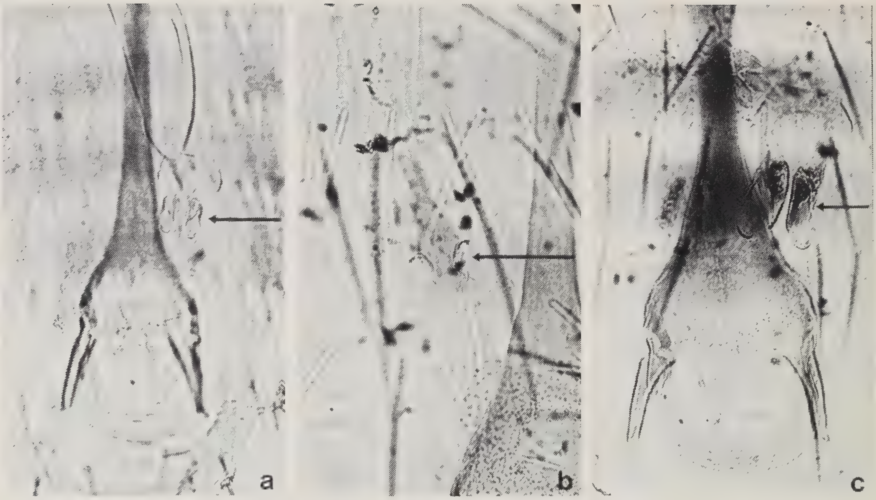


Abb. 10: *Myrsidea* ssp., Genitale (← Genitalsklerit), *M. textoris* (a), *M. ledgeri* (b) und *M. bubalornithis* (c).

18—23 (20,67; 1,751); V ♂ (7): 16—21 (18,57; 1,618); ♀ (7): 17—23 (20,57; 1,976); VI ♂: 16—20 (17,43; 1,512); ♀: 17—20 (18,14; 1,215); VII, ♂ (6): 11—13 (12,0; 0,632); ♀ (6): 13—15 (14,0; 0,894); VIII ♂ (6) und ♀ (7): 8. 2. Anzahl der sternalen Setae. Sternit I reduziert, unbeborstet; auf der Fläche bei ♂ (7) mit 9—11 (9,71; 0,755), bei ♀ (7) mit 8—10 (9,14; 0,690) Setae, Hinterrand bei ♂ (7) mit 13—16 (15,14; 1,214), bei ♀ (7) mit 15—20 (17,14; 1,573) Borsten; Stachelhügel bei ♂ (14) mit 4—5 (4,50; 0,518), bei ♀ (14) mit 4—6 (5,07; 0,730) Borsten; III ♂ (7): 22—30 (25,28; 2,927); ♀ (6): 25—31 (28,17; 1,562); IV ♂: 30—39 (34,43; 3,457); ♀ (7): 32—44 (38,14; 4,705); V ♂: 34—42 (38,0; 3,316); ♀: 36—48 (41,0; 4,509); VI ♂: 28—36 (32,29; 2,497); ♀: 28—41 (32,57; 4,928); VII ♂: 15—21 (17,43; 1,902); ♀ (6): 13—25 (18,0; 3,949); VIII + IX ♂: 11—14 (12,86; 1,345); ♀: 10—17 (13,17; 2,483); männliche Analöffnung mit 8—9 (8,14 (7); 0,378) kleinen Börstchen; ♀ (6) mit 10—12 (11,0; 0,632) Setae am Rand der Vulva. 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (10): 5—8 (6,10; 0,737); ♀ (11): 7—9 (8,09; 0,701); IV ♂ (11): 5—6 (5,64; 0,504); ♀: 6—8 (7,27; 0,786); V ♂ (13): 4—5 (4,54; 0,518); ♀ (9): 6—8 (6,78; 0,667); VI ♂: 3—6 (4,23; 0,832); ♀: 4—6 (5,11; 0,601); VII ♂: 3; ♀ (11): 4; VIII ♂: 3; ♀ (11): 3.

Körpermaße (in mm). Caput-Länge ♂ (n = 6): 0,32—0,34 ($\bar{x}$ = 0,33; s = 0,006); ♀ (7): 0,34—0,36 (0,35; 0,004); Caput-Breite ♂: 0,44—0,46 (0,45; 0,008); ♀: 0,48—0,51 (0,50; 0,011); Prothorax-Länge ♂: 0,15—0,17 (0,16; 0,006); ♀: 0,17—0,19 (0,18; 0,008); Prothorax-Breite ♂: 0,29—0,31 (0,30; 0,003); ♀: 0,31—0,33 (0,32; 0,007); Pterothorax-Länge ♂: 0,24—0,25 (0,25; 0,005); ♀: 0,28—0,30 (0,29; 0,008); Pterothorax-Breite ♂: 0,42—0,44 (0,43; 0,006); ♀: 0,50—0,56 (0,52; 0,020); Abdomen-Länge ♂: 0,84—0,89

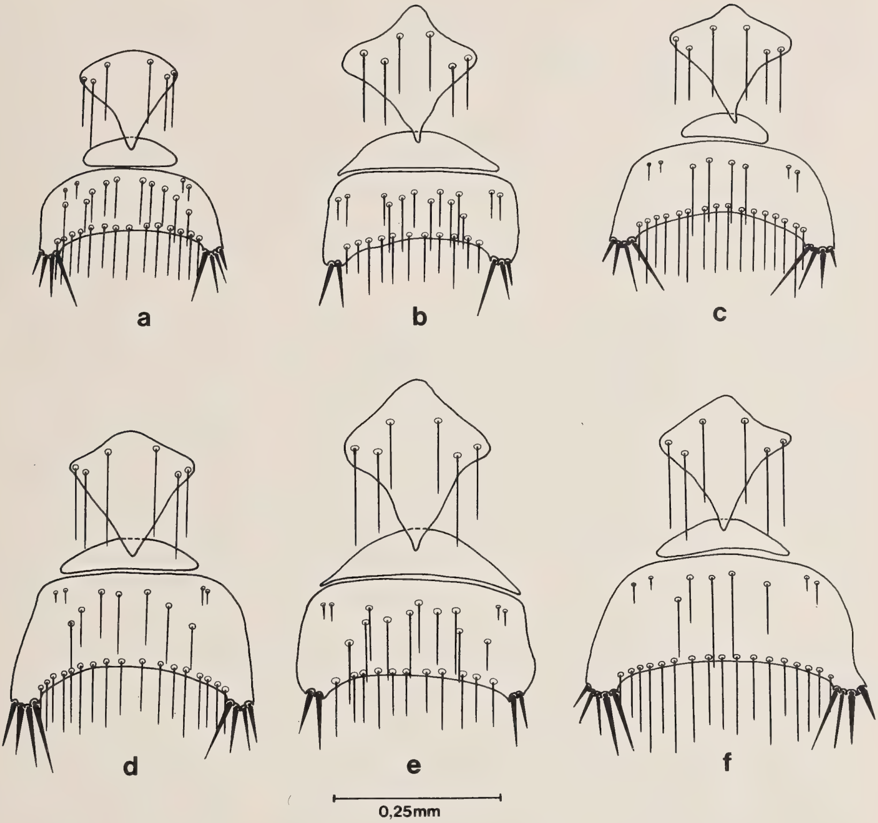


Abb. 11: *Myrsidea* spp., Metasternalplatten und Abdominalsternite I u. II, *M. textoris* ♂ (a) und ♀ (d), *M. ledgeri* ♂ (b) und ♀ (e), *M. bubalornithis* ♂ (c) und ♀ (f).

(0,87; 0,017); ♀: 1,07—1,10 (1,08; 0,014); Abdomen-Breite ♂: 0,56—0,60 (0,58; 0,016); ♀: 0,72—0,77 (0,75; 0,023); Gesamtlänge ♂: 1,54—1,60 (1,57; 0,023); ♀: 1,78—1,88 (1,83; 0,034); Caput-Index ♂: 1,32—1,42 (1,37; 0,032); ♀: 1,36—1,42 (1,39; 0,023).

4. *Myrsidea queleae* Tendeiro, 1964

Myrsidea queleae Tendeiro, 1964: Annls. Mus. r. Afr. cent. Sér. 8, 132: 182, Tafel IV, 11—12, Tafel V, 13—15, Tafel VI, 16.

Wirte: *Quelea quelea lathamii* (Smith, 1836) und *Quelea cardinalis* (Hartlaub, 1880).

Material: a) Paratypen: 1 ♂, 1 ♀, Lonchivar, Mouze, N. Rhodesia, coll. F. Zumpt, 5. XI. 1959, Brit. Mus. 1960-233; 1 ♂, 1 ♀, Rustenburg, Transvaal, 22. XII. 1955, Brit. Mus. 1956-573 (von *Q. quelea lathamii*), 1 ♂, Mababe, Bechuanaland, 6. X. 1952, coll.

F. Zumpt, Brit. Mus. 1959-273 (von *Q. cardinalis*). b) 1 ♂, Lubuli Distr., S. Africa, 22. 6. 1969, ZFMK 1981-346 (von *Q. quelea lathamii*); 1 ♀, W. Nairobi, Kenya, 31. 12. 1955, ZFMK 1981-347; 1 ♂, 1 ♀, Sudan, May 1936, Meinertzhagen coll. 7836 (von *Q. quelea aethiopica* (Sundevall, 1850)).

Die Beschreibung von *M. queleae* enthält nur wenige Angaben zur Beborstung. Daher werden ergänzend die Daten aufgeführt, die bei dem vorliegenden Material gewonnen wurden. Die Unterschiede zu *M. serini* und *M. textoris* sind in Tabelle 1 dargestellt.

Beborstung des Kopfes. Kopfborste 10 bei ♂ und ♀ nur geringfügig kürzer als Borste 11. Länge Borste 10, ♂ (n = 5): 57−72 μ ($\bar{x}$ = 63,3; s = 5,263); ♀ (6): 59−86 μ (63,5; 10,147); Borste 11, ♂: 72−79 μ (74,2; 2,945); ♀: 27−90 μ (74,9; 5,192); Länge Borste 11 : Länge Borste 10, ♂: 1,0−1,38 (1,17; 0,141); ♀: 1,0−1,24 (1,11; 0,102). Gula bei ♂ (5) mit 5 + 5, 4 + 5 oder 4 + 4, bei ♀ (4) mit 5 + 5 oder 5 + 6 Borsten (♂: 8−10; 9,4; 0,894; ♀: 10−11; 10,25; 0,500).

Beborstung des Thorax. Hinterrand des Pronotum bei ♂ (5) und ♀ (4) regelmäßig mit 6 langen Setae. Borstensaum des Metanotum bei ♂ (5) mit 12, bei ♀ (4) mit 11−12 (11,75; 0,500) Setae. Pleurite des Metathorax bei ♂ (10) mit 3, bei ♀ (8) mit 2−4 (2,88; 0,641) kurzen Borsten. Metasternalplatten bei ♂ (5) und ♀ (4) regelmäßig mit 3 + 3 Setae. Anzahl der bürstenförmig angeordneten Setae am Femur III, ♂ (6): 11−17 (15,0; 2,280); ♀ (7): 14−20 (16,43; 2,370).

Beborstung des Abdomens. Alle Tergite mit längeren lateralen Setae, Postspirakularsetae der Tergite III, V und VI deutlich kürzer als die der übrigen Tergite. 1. Anzahl der tergalen Setae, I ♂ (5): 18−23 (20,60; 1,816); ♀ (4): 18−20 (19,75; 1,258); II ♂: 23−26 (24,20; 1,303); ♀ (3): 20−23 (21,33; 1,527); III ♂: 24−26 (25,0; 1,000); ♀ (4): 19−23 (21,0; 1,825); IV ♂: 23−30 (25,80; 2,588); ♀: 18−20 (19,0; 0,816); V ♂: 23−27 (24,60; 1,816); ♀: 17−19 (18,25; 0,957); VI ♂: 22−28 (25,0; 2,236); ♀: 13−16 (14,50; 1,291); VII ♂: 16−22 (21,0; 2,828); ♀: 10−15 (12,0; 2,160); VIII ♂: 14−18 (16,14; 1,516); ♀: 8−9 (8,25; 0,500). 2. Anzahl der sternalen Setae. Sternit I reduziert, halbmondförmig und unbeborstet, II auf der Fläche bei den ♂ (4) mit 12−14 (13,0; 0,816), bei den ♀ (4) mit 11−14 (12,25; 1,258) Setae; am Hinterrand mit 14−15 (♂ (5): 14,40; 0,547) bzw. 16−18 (♀ (4): 16,75; 0,957) Borsten; Stachelhügel bei den ♂ (10) mit jeweils 3−4 (3,90; 0,316), bei den ♀ (8) mit 4 kräftigen Stacheln; III ♂ (5): 20−24 (22,40; 1,673); ♀ (4): 22−29 (25,0; 3,162); IV ♂: 30−36 (32,20; 2,489); ♀: 35−43 (39,75; 3,594); V ♂: 29−41 (34,20; 4,320); ♀: 36−44 (40,25; 3,500); VI ♂: 29−31 (30,20; 1,095); ♀: 27−35 (31,25; 4,349); VII ♂: 20−24 (20,80; 1,788); ♀: 15−22 (19,0; 1,500); VIII + IX ♂: 13−17 (14,20; 1,788); ♀: 8−11 (9,25; 1,500); männliche Analöffnung mit 7−9 (8,0 (5); 0,707) kleinen Börstchen; ♀ (4): mit 9−10 (9,25; 0,500) Setae am Rand der Vulva. 3. Anzahl der pleuralen Setae, III ♂ (7): 7−9 (7,28; 0,756); ♀ (3): 8−9 (8,33; 0,577); IV ♂ (6): 5−9 (7,0; 1,414); ♀ (3): 7−8 (7,66; 0,577); V ♂: 5−8 (6,0; 1,265); ♀ (4): 5−6 (5,50; 0,577); VI ♂ (8): 5−6 (5,13; 0,353); ♀ (4): 5−6 (5,25; 0,500); VII ♂: 4−5 (4,25; 0,463); ♀ (5): 5; VIII ♂ (8): 3; ♀ (7): 3−4 (3,14; 0,377).

Diskussion

In einer Untersuchung über die *Myrsidea*-Arten der Estrildidae stellt Clay (1970, Abb. 7) den Entwurf einer Gruppierung der Myrsideen von Webervögeln (Ploceidae) und Finken (Fringillidae sensu lat.) dar. Danach unterscheiden sich die Myrsideen der Webervögel-Gattungen *Bubalornis („Gruppe A”) und Sporopipes* („Gruppe C”) von den in der „Gruppe B” zusammengefaßten Myrsideen von altweltlichen „Finken” und Webervögeln. Diese Aussage wird durch die vorliegende und zwei vorangegangene Untersuchungen (Klockenhoff 1982 und 1984) gestützt.

Aufgrund der Ausbildung des männlichen Genitale gehören *Myrsidea textoris*, *M. queleae* und *M. serini* der „*M. serini*-Artengruppe” an, die der „Gruppe B” der Gliederung Clays entsprechen dürfte. *M. bubalornithis* (von *Bubalornis albirostris*) einerseits als auch *M. eisentrauti* (von *Sporopipes squamifrons*) andererseits lassen sich deutlich von dieser Gruppe abgrenzen; beide Arten gehören verschiedenen Artengruppen an. Die von Clay nicht erwähnte *Myrsidea* der Webervogelgattung *Philetairus*, *M. ledgeri*, ist ebenfalls von den genannten Gruppierungen klar unterscheidbar. Damit ergibt sich für diese *Myrsidea*-Artengruppen folgende Parasit-Wirt-Verteilung:

Parasit	Wirt
Myrsidea serini-Artengruppe	Fringillidae
serini	*Serinus serinus*
	S. canaria f. dom.
	Carduelis carduelis
	C. chloris
	Emberizidae
	Emberiza citrinella
	Ploceidae
textoris	*Textor cucullatus*
	T. capensis
	T. velatus
queleae	*Quelea quelea*
	Q. cardinalis
Myrsidea bubalornithis	*Bubalornis albirostris*
Myrsidea ledgeri	*Philetairus socius*
Myrsidea eisentrauti	*Sporopipes squamifrons*

Zusammenfassung

Untersucht wurden Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 (Phthiraptera: Menoponidae), die Webervögel der Gattungen *Textor*, *Philetairus* und *Bubalornis* parasitieren. Drei neue *Myrsidea*-Arten werden beschrieben: *Myrsidea textoris* von *Textor cucul-*

latus, T. capensis und *T. velatus*; *M. ledgeri* von *Philetairus socius* und *M. bubalornithis* von *Bubalornis albirostris*. *Myrsidea textoris* bildet gemeinsam mit *M. queleae* Tendeiro, 1964 und *M. serini* (Séguy, 1944) die „*Myrsidea serini*-Gruppe". Von dieser und untereinander sind die Webervogel-Myrsideen *M. ledgeri*, *M. bubalornithis* sowie *M. eisentrauti* Klockenhoff, 1982 (von *Sporopipes squamifrons*) deutlich abgegrenzt.

Summary

Mallophaga of the genus *Myrsidea* Waterston, 1915 from African Weaverbirds (Ploceidae) — II.

Mallophagan specimens of the genus *Myrsidea* Waterston, 1915 (Phthiraptera: Menoponidae) from hosts of the genera *Textor*, *Philetairus* and *Bubalornis* are examined. Three new species are described and illustrated: *Myrsidea textoris* from *Textor cucullatus*, *T. capensis* and *T. velatus*; *M. ledgeri* from *Philetairus socius* and *M. bubalornithis* from *Bubalornis albirostris*. *M. textoris* belongs with *M. queleae* Tendeiro, 1964 (parasitic on *Quelea quelea* and *Quelea cardinalis*) and *M. serini* (Séguy) in the "*Myrsidea serini* species group". *M. bubalornithis*, *M. ledgeri* and *M. eisentrauti* Klockenhoff, 1982 (parasitic on *Sporopipes squamifrons*) are each distinct from this group and from one another, although *M. bubalornithis* shows some similarities to the *serini* group.

Literatur

Clay, T. (1966): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston. I. (Menoponidae: Mallophaga). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 17: 329—395.

— (1968): Contributions towards a revision of *Myrsidea* Waterston. III (Menoponidae: Mallophaga). — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. 21: 205—243.

— (1970): Species of *Myrsidea* (Insecta: Mallophaga) parasitic on the Estrildidae (Aves). — H.D. Srivastra Commem. Vol. (Izatnager): 561—570.

Klockenhoff, H. (1969): Zur systematischen Aufgliederung der Myrsideen (Gattung: *Myrsidea* Waterston, 1915; Menoponidae: Mallophaga) als Parasiten von Unterarten der Dschungelkrähe *Corvus macrorhynchos* Wagler, 1827. — Zool. Anz. 183 (5 + 6): 379—442.

— (1980a): Populationsstudien an Tierläusen (Phthiraptera) II. *Myrsidea cornicis* (DeGeer, 1788) (Menoponidae: Amblycera). — Bonn. zool. Beitr. 30 (3—4, 1979): 410—430.

— (1980b): *Myrsidea karyi* (Menoponidae: Mallophaga), a new species from *Corvus orru* (Corvidae: Passeriformes). — Pacific Insects 22 (1—2): 115—122.

— (1982): Mallophagen der Gattung *Myrsidea* Waterston, 1915 von afrikanischen Webervögeln (Ploceidae) — I. *Myrsidea eisentrauti* n. sp. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 407—411.

— (1984): A redescription of *Myrsidea serini* (Mallophaga: Menoponidae), a parasite from passerine birds. — N. Z. Journ. Zool. 11:17—22.

Ledger, J.A. (1980): The Arthropod parasites of vertebrates in Africa South of the Sahara. Vol. IV. Phthiraptera (Insecta), 327 pp. (Johannesburg).

Tendeiro, J. (1964): Mallophaga in: Mission de Zoologie médicale au Maniema (Congo, Léopoldville) (P.L.G. Benoit, 1959). — Annls. Mus. r. Afr. cent. Sér. Zool. 132: 161—243.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Hydroglyphus roeri n. sp. from Namibia (Coleoptera, Dytiscidae)

by

OLOF BISTRÖM[1]) and GÜNTHER WEWALKA

During zoological expeditions to South West Africa (Namibia) Dr. H. Roer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, collected several species of Dytiscidae and among them a new species of *Hydroglyphus. Hydroglyphus* Motschulsky is a senior synonym of *Guignotus* Houlbert (Biström & Silfverberg 1981). The new species is named after the collector of the type specimens.

Hydroglyphus roeri n. sp.

Description:

Length 2,0—2,1 mm, breadth 1,0 mm.

Head: Testaceous, posteriorly towards pronotum brownish. With fine to very fine, rather sparse punctation except posteriorly where head is impunctate. Head slightly mat and finely microsculptured. Foremargin of head rounded. Frontolateral depressions distinct but rather shallow. Antennae rather slender, with segments 1—6 testaceous and segments 7—11 pale brownish to brownish.

Pronotum: Testaceous except anteriorly where pronotum is narrowly ferrugineous and posteriorly between striae where pronotum is broadly blackish to dark ferrugineous. With fine to rather fine, somewhat irregularly distributed punctation which is discally sparsest. Pronotum rather shiny to slightly mat, with fine to very fine microsculpture. Striae fairly strongly impressed, distinctly curved, reaching almost the middle of the pronotum. Pronotum broadest slightly anterior to posterior corners. Sides of pronotum rounded, anteriorly somewhat more curved than posteriorly. Angle between pronotum and elytra fairly distinct.

Elytra: Blackish to dark brown to dark ferrugineous, with slightly vague testaceous markings (fig. 1). Fairly finely to finely and rather densely punctured. Elytra fairly shiny to slightly mat, with very fine, partly indistinct microsculpture. Striae rather short, little shorter than pronotal striae, basally only fairly strongly impressed. Sutural lines distinct almost from apex of elytra to near the base. Epipleura testaceous pale brownish, almost impunctate and with rather indistinct microsculpture.

---

[1]) Contribution to the study of Dytiscidae No. 31

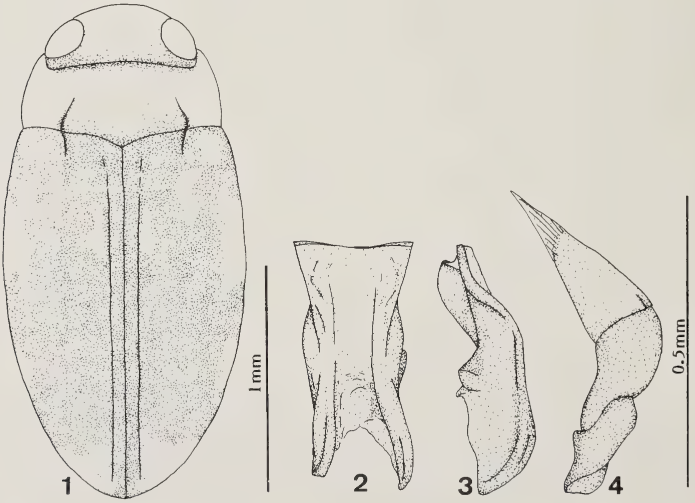
Ventral side: Prothorax mainly testaceous. Metathorax, medial parts of metacoxal plates, area at metacoxal lines, base and apex of abdomen ferrugineous. Other parts of ventral side blackish to blackish ferrugineous. Prothorax impunctate. Ventral side otherwise with fine to very fine, partly indistinct, rather sparse punctation which is irregularly distributed. Fairly shiny to slightly mat and with fine to very fine microsculpture. On prothorax reticulation partly indistinct. Metacoxal lines slightly curved, anteriorly somewhat divergent.

Legs: Testaceous. Hindlegs partly pale brownish to ferrugineous.

Male: Pro- and mesotarsi in male fairly dilated. Penis (fig. 2 and 3), Paramere (fig. 4).

Female: Microsculpture as in male, pro- and mesotarsi more slender.

Type material: Holotype, ♂: South West Africa (Namibia), Tondoro, 100 km W of Rundu at the Okavango river, 23. 1. 1975 leg. H. Roer, at light, in coll. Mus. Alexander Koenig, Bonn. — Paratypes: same locality, 14—23. 1. 1975. 3 ♀ in coll. Mus. Alexander Koenig, Bonn, 1 ♀ in coll. Zool mus. Helsinki, 1 ♂ in coll. Wewalka.



Figs. 1—4: *Hydroglyphus roeri* n. sp., holotype ♂. — 1: habitus; 2: penis, dorsal view; 3: penis, lateral view; 4: paramere.

Diagnosis: Easy to distinguish from other African *Hydroglyphus* species by the characteristic penis which frontally in dorsal view is broad, truncate and with slightly acute angles. The new species belongs to the *flavoguttatus*-subgroup according to Guignot 1959 and it is similar to *H. paludivagus* (Omer-Cooper) and *H. kalaharii* (Pederzani).

Distribution: South West Africa (Namibia).

Summary

Hydroglyphus roeri n. sp. is described from the northern part of South West Africa (Namibia). The species belongs to the *flavoguttatus*-subgroup.

Zusammenfassung

Aus dem nördlichen Teil von Südwestafrika (Namibia) wird *Hydroglyphus roeri* n. sp. beschrieben. Die neue Art gehört der *flavoguttatus*-Subgruppe an.

References

Biström, O., & H. Silfverberg (1981): *Hydroglyphus* Motschulsky, a senior synonym of *Guignotus* Houlbert. — Ann. ent. fenn. 47: 124.
Guignot, F. (1959): Révision des Hydrocanthares d'Afrique (Coleoptera, Dytiscoidea), première partie. — Ann. Mus. Congo belge, Sér. 8°, Sci. zool., 70: 7—313.

Authors' addresses: Dr. Olof Biström, Zool. Mus., Univ. Helsinki, N. Järnvägsg. 13, SF-00100 Helsinki 10, Finland; Dr. Günther Wewalka, Kandlgasse 19—21, A-1070 Wien, Austria.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 1—3

Dirhagus klapperichi n. sp., eine neue Eucnemidenart aus China (Coleoptera, Eucnemidae)

von

WILHELM LUCHT

Bei Durchsicht der Eucnemidenkollektion des Museums Alexander Koenig, Bonn, stieß ich auf zwei Weibchen einer *Dirhagus*-Art aus der Fukienausbeute von Herrn Klapperich, die sogleich durch die ungewöhnliche Kiellinienführung des Halsschildseitenrandes auffielen. Während bei den Dirhagini allgemein der Halsschild durch die Fortführung der Kiellinien des Vorderrandes und der Hinterwinkel zwei mehr oder weniger lange, getrennt verlaufende Seitenrandleisten besitzt, ist bei diesen Exemplaren der nach hinten umgebogene Kiel des Halsschildvorderrandes in direktem Verlauf mit den Spitzen der Hinterwinkel verbunden. Der Halsschild besitzt also nur eine einzige, gleichmäßig starke Seitenrandleiste, wie sie in dieser Form der durchgehenden Verbindung bei keiner der bisher aus der Orientalis und den ringsum benachbarten Faunenregionen bekannten Arten der Gattung ausgebildet ist. Selbst wenn bei manchen Spezies die Kiellinien nahe zusammenkommen, so sind sie doch immer kurz unterbrochen und in der Höhe versetzt. Darüber hinaus sind die Fukien-Exemplare durch einige weitere auffällige Merkmale gekennzeichnet.

Die neue Art gehört zur Untergattung *Dirhagus* s. str., deren Vertreter durch eine sehr schmale Verbindung zwischen Stirn und Kopfschild charakterisiert sind. Die Fühler sind so nahe beieinander eingefügt, daß die verengte Basis des Klypeus nicht breiter als die Breite des 1. Fühlerglieds ist. Dadurch ist der Abstand zwischen Fühlergrubeninnenrand und Auge 2,5 bis 3mal so groß wie der Abstand der Fühlergruben zueinander. Die Arten zeigen außerdem einen ausgeprägten Sexualdimorphismus, der sich bei den Männchen in stark gekämmten Fühlern und einem schwarzen Borstenkämmchen am 1. Vordertarsenglied äußert.

Dirhagus klapperichi n. sp.

Beschreibung: Länge: 6 mm, Breite: 2 mm. Färbung schwarz, schwach glänzend, Kiefertaster gelblich-braun, Beine rötlich-braun mit etwas helleren Tarsen und leicht angedunkelten Schenkeln. Körper gestreckt, nach hinten geradlinig schwach verengt. Oberseite mit kurzer, feiner, anliegender, rötlich-brauner

Behaarung, dazwischen mit vereinzelten, etwas längeren, aufrecht stehenden weißlichen Haaren. Schildchen sowie (weniger auffällig) die Halsschildhinterwinkel und Flügeldeckenbasis gelblich-grau, die Unterseite ebenfalls fein gelblich-grau behaart.

Kopf sehr dicht punktiert, die Zwischenräume schmaler als die Durchmesser der Nabelpunkte, Scheitel mit schwach angedeutetem bis verloschenem Mittelkiel; die feinfacettierten Augen stark gewölbt vortretend; die verengte Basis des Klypeus sehr schmal, die Breite entspricht nur ⅕ des Abstands zwischen Fühlergrubeninnenrand und Auge; in diesem Niveau befindet sich unmittelbar am Innenrand des Auges eine kleine, tiefe, runde Grube, die in ihrem Innern leicht profilierte konzentrische Ringe besitzt, der kräftige Randkiel oberhalb der Fühlerinsertionen ragt mit einer dornförmigen Spitze bis zur Mitte der Öffnung dieser Augengrube. Klypeus in der Mitte eingedrückt und am Vorderrand durch eine fast rechtwinklig vorstehende scharfe Lamelle begrenzt (Abb. 1).

Fühler verhältnismäßig lang, erreichen die Körpermitte, vom 4. bis zum 10. Glied gesägt, Basalglied schwarzbraun, die übrigen mehr oder weniger schwärzlich- oder rötlich-braun, das 3. Glied knapp 1½mal so lang wie das 4., das schlanke 11. Glied so lang wie das 9. und 10. zusammen (Abb. 2).

Halsschild deutlich gewölbt, etwas breiter als lang, im vorderen Drittel verengt und (von oben gesehen) mit dem konvexen Vorderrand in gleichmäßigem Bogen verrundet, an den Seiten hinter der Mitte leicht konkav gebuchtet, da die Hinterwinkel zunächst etwas divergieren, ehe sie an der Spitze parallel auslaufen. Hinterrand stark doppelbuchtig mit einem schmalen, flachen, glänzenden Basallappen, der im Mittelfeld mit sehr feinen Punkten besetzt ist; Basis in der Mitte und seitlich oberhalb der Hinterwinkel niedergedrückt; Scheibe und Propleuren dicht mit kräftigen Nabelpunkten besetzt, die Zwischenräume wesentlich schmaler als die Punktdurchmesser, mit medianem Längskiel, der vor dem Basallappen leicht erhöht und scharf gekantet ist, zur Mitte hin zunehmend verflacht und zu Beginn des vorderen Drittels verlöscht, an seiner Basis links und rechts ein winziges Grübchen, im Mittelniveau der Scheibe zwei kaum merkliche Eindrücke. Der feine Kiel des Halsschildvorderrands biegt in Höhe der Oberkante der Augen nach hinten um und verläuft in leichtem Bogen bis zur äußersten Spitze der Hinterwinkel, wo er mit dem oberen Kiel in spitzem Winkel zusammenstößt (Abb. 3). Die scharfe Suturalkante der Propleuren verläuft im mittleren Teil nahezu parallel mit dem Seitenrandkiel. Fühlerfurche vorn tief ausgeschnitten, dahinter glatt, glänzend und ein wenig nach hinten divergierend, mit einzelnen flachen, großen Punkten; Prosternum konvex, ebenso dicht und kräftig punktiert wie die Halsschildoberseite, der Vorderrand doppelbuchtig; der Prosternalfortsatz lanzettförmig und ab Mitte der Vorderhüften innerhalb einer deutlich profilierten Randleiste konkav eingesenkt (Abb. 4).

Schildchen dreieckig, mit geradem Vorderrand und verrundeter Spitze, Oberfläche etwas rauh, punktiert und hell behaart, hochgewölbt, (von der Seite gese-

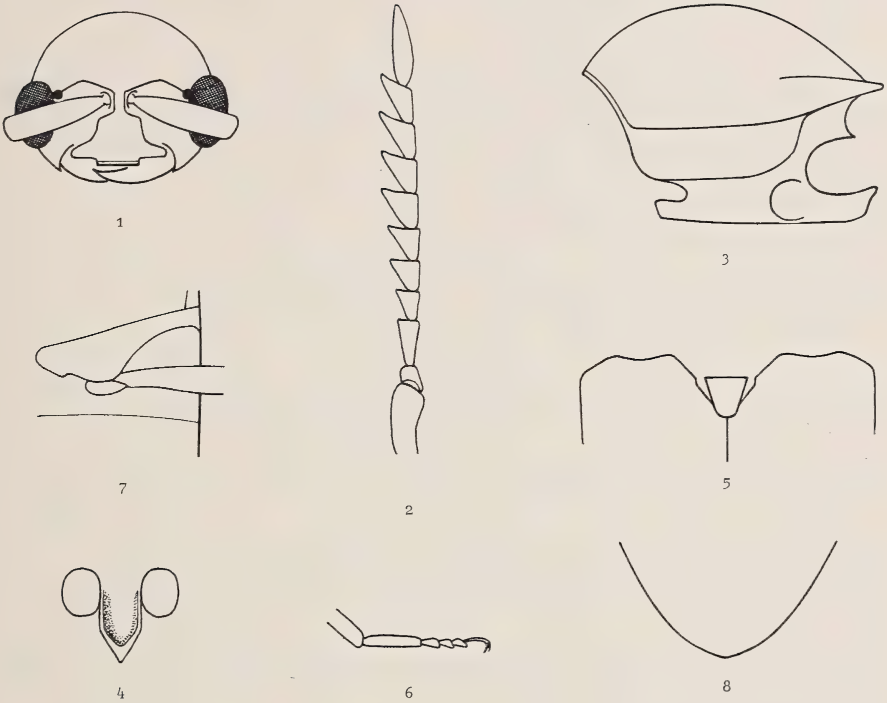


Abb. 1—8: *Dirhagus klapperichi* n. sp. ♀. — 1: Kopf frontal; 2: rechter Fühler; 3: Halsschild lateral; 4: Prosternalfortsatz; 5: Flügeldeckenbasis mit Schildchen; 6: rechter Hintertarsus; 7: Schenkeldecke der linken Hinterhüfte; 8: Abdominalspitze.

hen) kräftig über das Niveau der Flügeldeckenbasis hinausragend, füllt nur die Spitze der breit geöffneten Scutellargrube (Abb. 5).

Flügeldecken von der Basis nach hinten gleichmäßig schwach verengt, an der Spitze gemeinsam verrundet, der Basalrand leicht konkav gebuchtet, der Scutellarausschnitt auffallend groß und offen (Abb. 5). Punktur im Basalbereich ebenso kräftig und dicht wie auf dem Halsschild, nach hinten etwas lockerer, so daß die Zwischenräume hier überwiegend den Punktdurchmessern entsprechen. Nahtstreif mit Ausnahme des ersten Drittels deutlich, an der Spitze gefurcht und mit einigen zunehmend größeren Grübchen versehen. Flügeldeckenstreifen nur vage angedeutet, lediglich der 3. und 4. an der eingesenkten Basis der Elytren kurz vertieft. Schulterbeule kräftig und deutlich aufgewölbt. Epipleuren unterhalb der Schultern breit, dann kurz spitzwinklig zulaufend, ihr

Außenrand verbindet sich bereits in Höhe der Schenkeldecken mit der Seitenrandkante der Flügeldecken. Episternen der Hinterbrust dreieckig, nach vorn spitz zulaufend. Epimeren verdeckt.

Beine normal, ohne besondere Auszeichnungen; Tarsen schlank, seitlich komprimiert, das 1. Glied der Hintertarsen fast so lang wie die übrigen zusammen, das 4. oben ausgehöhlt, unter der Einlenkung des Klauenglieds verlängert aber nicht verbreitert (Abb. 6). Schenkeldecken der Hinterhüften innen breit gerundet, in S-förmigem Verlauf nach außen verschmälert, ihr Außenrand breiter als die Höhe der Episternen (Abb. 7).

Abdomen fein und dicht punktiert, an der Spitze schwach winklig gerundet (Abb. 8), der Apikalrand des letzten Sternits deutlich niedergedrückt und dicht mit kräftigen Punkten besetzt.

♂: Nicht bekannt, doch ist anzunehmen, daß es, wie die Männchen der übrigen Arten der Untergattung *Dirhagus* s. str., stark gekämmte Fühler und ein schwarzes Borstenkämmchen am 1. Glied der Vordertarsen besitzt.

Holotypus: 1 ♀, Kuatun (27,40° n. Br., 117,40° ö. L.; 2300 m ü. M.), Fukien, China. 6. VI. 1938, J. Klapperich leg. — Im Museum Alexander Koenig, Bonn.

Paratypus: 1 ♀, am gleichen Fundort, 8. VI. 1938, J. Klapperich leg. — In coll. mea (später Senckenberg-Museum, Frankfurt).

Derivatio nominis: Dem erfolgreichen Forschungsreisenden und Entomologen J. Klapperich gewidmet.

Beziehungen: *Dirhagus klapperichi* n. sp. unterscheidet sich von allen anderen bisher aus der Orientalis, Paläarktis, Wallacea und Notogäa bekannt gewordenen Arten der Gattung sehr auffällig und unverwechselbar durch die feine Kiellinie des Halsschildvorderrands, die nach hinten in direktem Verlauf mit den Spitzen der Hinterwinkel verbunden ist und somit nur eine einzige durchgehende Randleiste bildet.

Darüber hinaus bestehen gegenüber der einzigen ebenfalls aus Ostchina nachgewiesenen Art der Gattung — *Dirhagus savioi* Fleutiaux — folgende Unterschiede: Die neue Art besitzt einen medianen Längskiel auf dem Halsschild statt einer Längsfurche, einen gleichmäßig gewölbten, nicht beulig profilierten Halsschild und geradlinig von der Basis zur Spitze schwach verjüngte Flügeldecken mit vage angedeuteten Streifen statt kräftiger Punktstreifen.

Die Eucnemidenfauna der Volksrepublik China

ist noch wenig erforscht. Bisher ist lediglich der Nachweis folgender 9 Arten bekannt geworden:

Eucneminae

Pterotarsus chrysocomus Hope, 1845 (Trans. ent. Soc. Lond. 4: 14, Tafel 1, Fig. 3 a—g). Als *Galba chrysocoma* nach einem Stück beschrieben, das Dr. Cantor mit anderen Käfern aus Canton (dem heutigen Guangzhou) nach England geschickt hat. Ob das Exemplar wirklich von dort stammt, ist ungewiß, biogeographisch aber nicht ausgeschlossen. Weitere Verbreitung: Malaysia, Indonesien, Philippinen und Laos.

Chapianus rugosus Cobos, 1964 (Eos Rev. esp. Ent. 40: 363—365, Fig. 57 p. 361). 1897 von F. Hauser 1 ♀ im oberen Ili-Tal bei Kuldja, dem heutigen Yining, gesammelt. Außer dem Holotypus nicht weiter bekannt geworden.

Fornax prosternalis Fleutiaux, 1925 (Bull. Mus. Hist. nat. Paris 31: 178). Nach einem Exemplar aus Tche-Ping-Tchéou in Süd-Yunnan beschrieben. Auch für diese Art liegen keine weiteren Fundmeldungen vor.

Scython maculicollis Bonvouloir, 1872 (Mon. Eucn.: 502, Tafel 25, Fig. 3). Dem Autor standen zur Beschreibung Exemplare aus Hong Kong, Singapur und Sarawak zur Verfügung. Weitere Verbreitung: Malaysia, Borneo.

Dirhaginae

Farsus obenbergeri Roubal, 1941 (Acta Soc. ent. Bohem. 38: 12—14). Bisher nur das typische Exemplar aus Chung King in der zentralchinesischen Provinz Szechwan bekannt.

Dirhagus savioi Fleutiaux, 1925 (Bull. Soc. ent. France 1925: 177—178). Zunächst als *Arhagus Savioi* nach Exemplaren beschrieben, die von Pater Savio in der Provinz Fou-kien unter der Rinde von *Broussonetia papyrifera* Ventenat und *Sapindus mukorossi* Gaertner gefunden wurden.

Dirhagus klapperichi n. sp. 2 Exemplare aus Kuatun, Fukien.

Melasinae

Isorhipis potanini Semenow, 1891 (Horae Soc. ent. ross. 25: 345 — *Tharops Potanini*). 1885 wurde in den Tschagola-Bergen, Prov. Gan-ssu, von Potanin 1 ♀ dieser Art entdeckt. Seitdem liegen keine weiteren Meldungen vor.

Hypocoelus japonicus Fleutiaux, 1902 (Bull. Mus. Hist. nat. Paris 8: 24—25). Die 1901 von J. Harmand in der Umgebung von Tokio entdeckte und in Japan weit verbreitete Art wurde von ihm einige Jahre später auch in der Mandschurei in einem Exemplar nachgewiesen.

Dank

Herrn Dr. H. Roer vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, danke ich verbindlich für die gebotene Möglichkeit zur Überprüfung der Eucnemiden des Museums, den Herren Dr. A. Descarpentries und Dr. C. Girard für die bereitwillige Hilfe beim Studium der umfangreichen Spezialsammlungen des Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Zusammenfassung

Dirhagus klapperichi n. sp. (Coleoptera, Eucnemidae) aus China wird beschrieben. Ergänzend wird ein kurzer Überblick über die bis heute bekannte Eucnemidenfauna der Volksrepublik China gegeben.

Summary

Dirhagus klapperichi n. sp. (Coleoptera, Eucnemidae) from China is described. Additionally a short survey of the eucnemid fauna of the PR of China is given.

Literatur

Fleutiaux, E. (1923): Les Melasidae du Japon (Coléoptères). — Ann. Soc. ent. France 91: 291—328, 1 Tafel.
Liu, G. (1932): Catalogue and generic synopsis of the Elateridae of China. — Lingnan Sci. J. 11: 211—247. Canton, China.
Schenkling, S. (1928): Melasidae. — Coleopterorum Catalogus Pars 96: 110 S. Berlin.
Wu, C.F. (1937): Catalogus insectorum sinensium III. — X + 1312 S. Peiping, China.

Anschrift des Verfassers: Wilhelm Lucht, Mierendorffstraße 50, D-6070 Langen.

Buchbesprechungen

Cramp, D., & K.E.L. Simmons (Herausgeber) (1983): The birds of the western Palearctic, Vol. III. 913 S., 197 Farbtafeln (immat. und ad. Vögel, Eier), zahlreiche Karten, Grafiken und Zeichnungen. Oxford University Press, Oxford, London & New York.

Bereits jetzt, drei Jahre nachdem der zweite Band herauskam, liegt nun der dritte vor. Er umfaßt Wat- und Möwenvögel (außer den Seeschwalben). Damit ist das „Handbuch'' erstmals im Zeitplan überholt. Die zügigere Erscheinungsweise beruht u. a. wohl darin, daß die zugelieferten Artentexte von 17 Redakteuren bearbeitet werden und der Text in zusammenfassender Weise die Kenntnisse zu den einzelnen Arten darstellt. Inwieweit finanzielle Aspekte eine beschleunigende Rolle spielen — Unterstützung wurde u. a. auch aus der EG-Kasse bezogen — kann ich nicht beurteilen.

In der Einleitung wird die Arbeitsmethode erläutert: jeder Redakteur bearbeitet ein bestimmtes Themengebiet bei jeder Vogelart. Die Informationsbeschaffung zu Brutverbreitung und -dichte lief über nationale Gewährsleute. Ein Glossar definiert die Methoden der Nahrungssuche sowie die Begriffe zu „Soziale Organisation und Verhalten'' (social pattern and behaviour). In der Danksagung werden ca. 400 Informanten und Mitarbeiter erwähnt; dies zeigt, wie geschickt die Herausgeber koordinieren und zur Mitarbeit motivieren konnten.

Jede der in der Paläarktis brütenden Arten wird in bekannter Weise abgehandelt. Die übersichtlichen Karten geben die aktuelle Brutverbreitung recht genau an, bei gefährdeten Arten für meinen Geschmack sogar zu eindeutig. Einige wenige mir bekannten Brutkolonien fehlen, z. B. die der Silber- und Korallenmöwe an der spanischen Ostküste. Im Kapitel Nahrung werden Unterschiede der Ernährungsweisen in den einzelnen Regionen der Art aufgezeigt und damit auswertbar. Der Abschnitt „social pattern and behaviour'' ist bei Watvögeln bis zu 8 Seitenspalten, bei Möwen oft 10—19 Spalten lang, ein Indiz, wie verhältnismäßig gut dieser Teil ihrer Biologie untersucht ist. Probeweise habe ich das im Text beschriebene „Stößeln'' einiger Möwenarten verglichen. Es zeigte sich, daß tatsächlich die Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Arten herauszufinden sind. Einige der Verhaltensweisen sind auch in Zeichnungen dargestellt. Ich fände es jedoch sinnvoller, wenn man eine oder zwei bestimmte Verhaltensweisen bei jeder Art zeichnerisch dargestellt hätte, z. B. die einzelnen Phasen beim „Jauchzen''. Das hätte eine wertvolle Vergleichsmöglichkeit geboten, ohne langes Literaturstudium.

Die Darstellungsweise der Arten auf den Farbtafeln ist uneinheitlich. Das kann nicht ausbleiben, wenn fünf Künstler ihre unterschiedlichen Malstile einbringen. Die meisten Bilder halte ich für gelungen. Einige von D.I.M. Wallace sind noch akzeptabel. Das kann ich jedoch nur zu einigen Möwendarstellungen von N.W. Cusa sagen. Er hat einen Malstil, der ungewöhnlich und nicht unbedingt akzeptabel erscheint.

Das laut Einleitung angestrebte Ziel: ''. . . work of reference for amateur and professional ornithologist focusing attention on gaps of information . . .'' ist bezüglich des letzteren Teils wohl selten erreicht. Jedenfalls fielen mir die bestehenden Wissenslücken zu den einzelnen Arten nicht ins Auge. Das umfassende Literaturverzeichnis, gerafft auf 23 Seiten zusammengestellt, ermöglicht einen guten Zugang zu den zitierten Quellen.

Der absehbare Zeitraum, in dem diese Handbuchreihe erstellt wird, die präzise, übersichtliche und dennoch umfassende textliche Darstellung und die hohe Aktualität sind für mich die herausstechenden Merkmale des hier vorgestellten Bandes.

H.-H. Witt

Eisentraut, M. (1983): Im Land der Chaco-Indianer. Begegnungen mit Tieren und Menschen in Südost-Bolivien. 108 S., 45 Abb., davon 16 farbig, 1 Karte. Biotropic-Verlag, Baden-Baden.

Nachdem der Autor unlängst seine zahlreichen zoologischen Afrika-Reisen rückschauend in Buchform geschildert hatte (vgl. Bonn. zool. Beitr. 34: 502), blieb seine erste große Tropenreise, die ihn als jungen Mann 1930 in den bolivianischen Chaco geführt hatte, in dieser Hinsicht noch aufzuarbeiten. Da seitdem jedoch ein halbes Jahrhundert verstrichen war, faßte er den Entschluß, die damals in Begleitung seiner Frau erfahrenen Erlebnisse in Vergleich zur Gegenwart zu setzen, was er als 77jähriger 1979 — diesmal in Begleitung seiner Tochter — realisierte. Das Ergebnis dieser zwei Reisen im Abstand von 50 Jahren ist ein fesselnd geschriebenes Büchlein, das nicht nur eine Vielzahl hochinteressanter biologischer Tatsachen vermittelt, sondern auch besonders engagiert dem Schicksal der indianischen Urbevölkerung nachspürt. Umfangreiche Literaturstudien runden die Darstellung auch in geschichtlich-politischer Hinsicht ab. Der große Schwerpunkt des zoologisch Erlebten wird durch die zahlreichen Abbildungen unterstrichen, die teils in den fast historischen Schwarz-Weiß-Photos die Atmosphäre einer Forschungsreise unter den damals viel schwereren Bedingungen spüren lassen, teils auch durch eigens für das Buch von Wolfgang Hartwig angefertigte Strichzeichnungen charakteristischer Tiere die Anschaulichkeit des Textes steigern. Hervorzuheben ist hier auch die vom selben Künstler angefertigte Farbtafel mit den drei Chaco-Kolibriarten *Heliomaster furcifer, Hylocharis chrysura* und *Chlorostilbon aureiventris*. Aus der Vielzahl der zoologischen Beobachtungen ist sicher folgende die spektakulärste: Eisentraut sah bereits damals ein Exemplar des erst über 40 Jahre später wiederentdeckten, vorher nur fossil bekannten Schweines *Catagonus wagneri*. Noch faszinierender sind die von Eisentraut wiedergegebenen Berichte und Hinweise auf eine vierte Pekari-Art in dem Gebiet, für die schon damals ein eigener Trivialname in Gebrauch war, die aber der Wissenschaft bis heute noch völlig unbekannt ist. Aus diesen, aber auch aus vielen weniger sensationellen Passagen ersieht man, wie faszinierend Eisentraut die Facetten der Zoologie der Tropen wiederzugeben versteht. Ihm ist zu danken, daß er — Zoologe mit Leib und Seele — diese Faszination seines Berufes formuliert und weitergegeben hat.

W. Böhme

Grant, P.J. (1982): Gulls — A guide to identification. 280 S., 376 schwarzweiße Fotos, 54 Zeichnungen und Karten. Poyser, Calton.

Endlich können auch Möwen in ihren Jugendkleidern mit hoher Genauigkeit bestimmt werden. Grant hat für sein Buch umfangreiches Material ausgewertet und für 23 Möwenarten der Ostküsten Nordamerikas, von Europa und dem Nahen Osten, d.h. etwa die Hälfte der existierenden Möwenarten, ein umfassendes Bestimmungsbuch erstellt.

Die Einführung definiert die Altersbezeichnungen und die Gefiedertopographie und gibt einen ausführlichen Überblick über die Mauser der einzelnen Gefiederpartien von juvenilen bis adulten Tieren. Im Hauptteil werden abschnittsweise Gruppen ähnlich gefärbter Möwen im Gefieder des 1. Winters vorgestellt. Pro Art folgt dann eine spezifische Artbeschreibung, eine Auflistung der Gefiederveränderungen von Mauser zu Mauser, eine ausführliche Beschreibung des Aussehens in den einzelnen Altersstufen sowie eine Karte zur Brut- und Jahresverbreitung. Der Text ist ergänzt von 5—7 Zeichnungen der verschiedenen Altersstadien sowie einer Vielzahl von Fotos mit Vögeln unterschiedlicher Alterskleider und Haltungen.

Das Buch habe ich zwei Wochen intensiv zur Bestimmung der auf den Kanaren überwinternden Möwen erprobt. In dieser Zeit merkte ich seine Vorteile gegenüber den bisherigen Bestimmungsbüchern, auch speziellen Führern von Meeresvögeln. So war es z. B. möglich, einjährige Silber- und Heringsmöwen eindeutig zu unterscheiden.

Mit diesem Buch können nun Fragestellungen bezüglich Zug, Winterquartier, Altersaufbau von Populationen geklärt werden. Für eine erleichterte Handhabung wäre es wünschenswert, wenn das in diesem Buch zusammengetragene exakte Wissen sich in diagnostischen Farbabbildungen eines übersichtlichen Feldführers niederschlagen würde.

H.-H. Witt

Gruner, H.-E. (Herausgeber) (1984): Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Begründet von A. Kaestner. Band 1: Wirbellose Tiere, 2. Teil: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida. Bearbeitet von G. Hartwich, E.F. Kilian, K. Odening und B. Werner. 4., völlig neu bearbeitete Auflage. 621 S., 348 Abb. Fischer, Jena.

Nach den Teilen 1 und 3 (s. Bonn. zool. Beitr. 33, 105 und 34, 505) ist nun nur wenig verzögert ein weiterer Abschnitt dieses vorzüglichen Lehrbuchs in stark erweiterter und umgearbeiteter Form erschienen. Werner hat die Cnidaria und Ctenophora, Kilian die Mesozoa, Odening die Plathelminthen und Nemertini und Hartwich die Entoprocta, Nemathelminthen und Priapuliden neu gestaltet. Wie auch in den anderen Teilen wurde zwar der Stoff klarer gegliedert, der Umfang fast verdreifacht und phylogenetischen Erwägungen mehr Raum gegeben, doch sind Konzept und Stil des ursprünglichen Lehrbuchs erhalten geblieben.

Besonders stark gewandelt hat sich der von ursprünglich 100 auf jetzt etwa 300 S. angeschwollene Teil über die Cnidaria und Ctenophoren. Die meisten Abbildungen sind neu, und selbst solche, die aus älteren Auflagen übernommen wurden, sind oft umgezeichnet oder ergänzt. Ob man sich den Aufbau von Rhopalien und Sinnesnervenzellen anschaut, die Cnidentypen und ihre Verteilung, den Generationswechsel von *Tripedalia* oder das System, in dem die Scyphozoen als am ursprünglichsten an den Anfang gestellt werden und die Würfelquallen eine eigene Klasse bilden, allenthalben stößt man auf neue oder differenziertere Erkenntnisse. Auch die übrigen Teile sind erheblich verändert. Etwas verwirrend ist hier das System der Plathelminthen, das von der ehemals einfachen Dreiteilung in Turbellarien, Cestoden und Trematoden erheblich abweicht und mit dem Stammbaumschema auf S. 345 nur schwer in Einklang zu bringen ist. Die ehemaligen Musterbeispiele *Planaria*, *Fasciola* und *Taenia* findet man nur noch mit Mühe über den Index wieder. Hier hat man den Eindruck, daß es eine kaum lösbare Aufgabe war, an frühere Gliederungen anzuknüpfen und gleichzeitig dem jetzigen Wissensstand gerecht zu werden.

Auch in der äußeren Erscheinung, in der Qualität vom Druck des Textes und der Abbildungen, gleicht dieser den früher erschienenen Teilen. Als Vorzug ist nicht zuletzt der im Verhältnis zu Umfang und Qualität bescheidene Preis hervorzuheben. Er wird dazu beitragen, das Buch unter interessierten Studenten der Zoologie zu verbreiten. Diese „Spezielle Zoologie" führt eindringlich vor Augen, wie fruchtbar eine zusammenhängende Betrachtung verschiedener Teilgebiete wie Morphologie, Physiologie, Biologie und Phylogenetik ist. Sie kann Interessenten in jeder Hinsicht nur nachdrücklich zur Anschaffung empfohlen werden.

J. Niethammer

Hemmer, H. (1983): Domestikation — Verarmung der Merkwelt. 160 S., 154 Abb. (davon 60 in Farbe). Vieweg, Brauschweig & Wiesbaden.

Der Autor legt mit diesem Buch ein in vielen Aspekten neues Gesamtkonzept des Phänomens der Domestikation vor; er befaßt sich allerdings nur mit den in den Hausstand übernommenen Säugetieren — eine Einschränkung, die im Titel nicht ersichtlich ist. Das Buch behandelt eingangs die ‚klassischen' Themen der Domestikationsforschung wie die Fragen nach den wildlebenden Ausgangsarten der einzelnen Haustierformen, Ort und Zeitraum der ersten Domestikationsansätze, dem weiteren Verlauf der Haltung in

Menschenobhut und den dabei auftretenden Veränderungen in Merkmalen des Körperbaus und des Verhaltens; dann nimmt aber die Darstellung von Gesichtspunkten wesentlichen Raum ein, die bisher in einschlägigen Veröffentlichungen wenig Beachtung fanden. So geht Hemmer ausführlich auf Zusammenhänge zwischen der Fellfärbung von Tieren und ihrem Verhalten, Informationsaufnahme und -verarbeitung aus Umweltreizen in Abhängigkeit von der relativen Hirngröße, Verhalten bei Streß und die Bedeutung dieser Kriterien für die Haustierwerdung ein.

Als zentralen Gesichtspunkt für das Verständnis des Prozesses der Domestikation und des Verhaltens domestizierter Tiere entwickelt der Autor das Konzept der Verarmung der Merkwelt — und greift damit auf ursprünglich von Jacob von Uexküll formulierte Vorstellungen zurück: Wahrnehmung und Verarbeitung von Reizen aus der Umwelt sind nach der Auffassung Hemmers bei Haustieren im Vergleich mit ihren wildlebenden Stammformen angeborenermaßen verarmt. In dieser Tatsache sieht er die wesentliche Ursache für die allgemein verringerte Verhaltensintensität — bis hin zum Ausfall einzelner Verhaltensweisen — bei domestizierten Formen, ihre verminderte Fortbewegungsaktivität, ihre zeitlich gleichmäßiger verteilten Aktivitätsphasen und ihre weniger differenzierte Sozialstruktur. Entsprechende Verhaltensdispositionen bei denjenigen Individuen der wildlebenden Stammformen, an denen die ersten Domestikationsversuche unternommen wurden, sieht der Autor daher als entscheidende Voraussetzungen für ihre endgültige, erfolgreiche Übernahme in den Hausstand an.

Zur Untermauerung dieser Thesen führt Hemmer eine Vielzahl von Einzelbefunden an, die zu einem erheblichen Teil in Forschungen seiner eigenen Arbeitsgruppe erhoben wurden. Dabei kann man in einigen Fällen geteilter Meinung sein, ob dieses Datenmaterial und die Form seiner Darstellung in dem vorliegenden Buch ausreichen, um so weitgehende Hypothesen hinreichend zu belegen, andere Befunde sind durchaus umstritten (vgl. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 21, 314—318, 1983). Generell ist zu dem zentralen Gedanken der Verarmung der Merkwelt bei Haustieren auch zu bemerken, daß eine solche Aussage experimentell im strengen Sinne anhand von Reaktionshäufigkeit und -intensität von Versuchstieren auf die relevanten Umweltreize weder qualitativ noch quantitativ eindeutig abzusichern ist: das Ausbleiben einer direkt beobachtbaren Reaktion auf einen bestimmten Umweltreiz besagt primär nichts darüber, ob und wie dieser Reiz vom Versuchstier aufgenommen und verarbeitet wurde.

Trotz solcher Einwände ist dieses reichhaltig illustrierte Buch eine interessante Neuerscheinung, die eine Reihe unkonventioneller Gedanken entwickelt. Sie ist Zoologen und Laien, die sich mit dem Phänomen der Domestikation in seinen vielfältigen Erscheinungen befassen, zu empfehlen. G. Peters

Kuschert, H. (1983): Wiesenvögel in Schleswig-Holstein. Herausgegeben von R. Kuschert. 120 S., zahlreiche, teils farbige Abb. Husum Druck- und Verlagsgesellschaft, Husum.

Kuschert bearbeitete die Ökologie der Gilde „Wiesenvögel" im Treene-Sorge-Eider-Gebiet (zentrales Schleswig-Holstein) als Doktorarbeit. Nachdem er den praktischen Teil im Brutjahr 1981 abgeschlossen hatte, verunglückte er beim Zählen von Wasservögeln auf der Ostsee am 13. März 1982 zusammen mit 3 Kollegen tödlich. Das vorliegende Buch ist der gelungene Versuch, mit Hilfe klug ausgewählter, gründlicher Siedlungsdichte-Untersuchungen die ökologischen Bedürfnisse einer Gilde herauszuarbeiten. Die unterschiedlichen Dichten der einzelnen Arten auf unterschiedlich strukturierten, insbesondere aber unterschiedlich genutzten Flächen ergeben klare Aussagen über den Einfluß der Landwirtschaft auf die Zusammensetzung und Gesamtabundanz der Vogelwelt. Daraus leiten sich konsequent die Maßnahmen ab, die für eine Erhaltung dieser Gilde notwendig sind. — Sollten die Pläne für eine weitere Intensivierung der Landwirtschaft im Treene-Sorge-Gebiet so durchgeführt werden, wie sie in den Planungen 1981 vorgesehen waren,

so kann — aufgrund der vorliegenden Arbeit Kuschert's — vorausgesagt werden, daß im zentralen Schleswig-Holstein bald nur noch Kiebitz und Feldlerche als Brutvogel existieren.
G. Rheinwald

Looft, V., & G. Busche (1981): Vogelwelt Schleswig-Holsteins. Band 2: Greifvögel. 199 S., mit zahlreichen Abbildungen, Karten und Tabellen. Wachholtz, Neumünster.

Der dem 1974 erschienenen 1. Band (Seetaucher bis Flamingo) nunmehr folgende Band 2 geht von denselben erfreulichen Voraussetzungen betreffend Artenschutz (bei Greifvögeln besonders wichtig!) und Umwelterhaltung aus und ist in gleicher Weise gegliedert wie jener, d.h. daß außer den Hauptautoren noch weitere zehn einheimische Sachkenner beteiligt sind, dabei je 1—2 pro Species verantwortlich. Bei fast jedem (nicht zu seltenen) Greifvogel ist die Darstellung gegliedert in Verbreitung, Bestand bzw. Bestandsentwicklung und Verfolgung bzw. Verluste, Habitat, Fortpflanzung, Wanderungen bzw. Durchzug und Schutz (hier sollten die jeweiligen Bestimmungen, da in den Ländern der Bundesrepublik z.T. unterschiedlich, noch mehr verdeutlicht werden). Voranstehende Kurzkapitel befassen sich mit der noch gar nicht weit zurückliegenden planmäßigen (durch Prämien jahrhundertelang angeheizten) Greifvogelvernichtung, mit Beizjagd und Greifvogelhaltung, mit der Relation zur Jagd (betr. Hase, Fasan, Rebhuhn und Birkwild) sowie mit der Schadstoffbelastung. Je nach früherem und jetzigem Vorkommen sind die Species-Beschreibungen natürlich unterschiedlich (z.B. beim Seeadler 16 S.), alle aber ungemein übersichtlich und hervorragend und auch durch schöne Farbtafeln (z.B. Seeadler, Rotmilan, Rohr- und Wiesenweihe, Habicht, Baumfalk und sogar Würgfalke) illustriert. Im ganzen ein sehr nützliches — ein achtseitiges Literaturverzeichnis erhöht seine Brauchbarkeit — und empfehlenswertes Buch zu angemessenem Preise, dem hoffentlich bald weitere Bände dieser Reihe folgen werden.
H. Kumerloeve

Mloszewski, M.J. (1983): The behavior and ecology of the African buffalo. 256 S., 59 Abb., 20 Tab. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne & Sydney.

Dieses Buch basiert auf zehnjährigen Freilanduntersuchungen des Autors an Kaffernbüffeln in Kenia, Sambia und Simbabwe, ergänzt durch vereinzelte Beobachtungen an Tieren dieser Art in anderen Teilen Afrikas und im Zoo. Es gliedert sich in folgende Kapitel: Phylogenetische Stellung und Taxonomie der Art *Syncerus caffer* — Zusammensetzung der Herden — Wanderungen der Herden — Ernährung — Rangordnung innerhalb der Herden, Status und Rollenverteilung der Einzeltiere — agonistisches Verhalten — Fortpflanzungsverhalten, Mutter-Kalb-Beziehung, Verhalten heranwachsender Tiere — diverse Verhaltensweisen — Lautgebung — Vergleich mit dem Verhalten anderer Boviden.

Während seiner langjährigen Untersuchungen an unter verschiedenen ökologischen Bedingungen lebenden Kaffernbüffel-Populationen hat der Autor eine Fülle von interessanten und nützlichen Daten und Beobachtungen zusammengetragen. Mehrfach erwecken seine Ausführungen allerdings den Eindruck einer losen Aneinanderreihung von Einzeltatsachen, bei denen es ihm nicht gelingt, sie in einen geordneten Zusammenhang zu stellen. Obgleich die Untersuchung über einen so langen Zeitraum andauerte und dem Autor eine erhebliche Anzahl von Tieren individuell bekannt war, fehlen jegliche Angaben zur Lebensgeschichte dieser Einzeltiere. Dies ist ein bedauerlicher Mangel, da gerade bei sozial lebenden Arten, wie sie auch der Kaffernbüffel darstellt, wesentliche Einsichten in das Verhalten der betreffenden Tierart nur auf diese Weise zu erlangen sind.

Wiederholt fällt die unglückliche und unbedachte Verwendung ethologischer Termini auf, so wenn der Autor die Verteidigung gegen einen Löwenangriff durch Individuen kommentiert, die selbst von diesen nicht direkt attackiert werden: „There is here a possi-

bility that the stimulant is not a desire or drive to protect a particular conspecific but rather to remove the lion threat in a more general sense, . . ." (S. 200).

Bei der Auswahl der abgedruckten Photos wäre mehr Sorgfalt angebracht gewesen; eine Reihe von ihnen ist unscharf (z.B. S. 154: Figure 8.4 b) oder läßt Einzelheiten, die darauf dargestellt sein sollen, kaum erkennen (s. S. 81: Figure 6.2).

Als Monographie zum Verhalten einer Säugetierart steht dieses Buch nicht gleichrangig neben Werken wie G. Schaller: 'The Serengeti Lion' oder H. Kruuk: 'The Spotted Hyena'. Trotz der genannten Mängel bietet es jedoch eine Fülle von Informationen für denjenigen, der speziell an Verhalten und Ökologe der Artiodactyla interessiert ist.

G. Peters

Nankinov, D. (1982): [Die Vögel der Stadt Sofia.] Orn. Inform. Bull. No. 12, 386 S. Bulgarische Akademie der Wissenschaften, Zoologisches Institut, Sofia. [Bulgarisch mit längerer englischer Zusammenfassung.]

Diese Rezension orientiert sich an der Zusammenfassung, da Ref. nicht Bulgarisch kann. Er bedauert dies, da ganz offenbar ein vorzügliches Buch vorliegt, das durchaus mit anderen modernen Stadtavifaunen (z.B. London, Hamburg, Berlin) konkurrieren kann. Die Untersuchungen dazu wurden 1972—81 durchgeführt und behandeln neben dem Kernbereich von Sofia auch die benachbarten Gebiete.

Das Buch enthält die Abschnitte: Einführung, Landschaft und ökologische Einteilung des Stadtgebietes; Geschichte der Ornithologie Sofias (hier auch A. v. Jordans und G. Niethammer); Vogelwelt der Stadt, Zusammensetzung, Ökologie und Verstädterungsgrad (ausführliche Tabelle 4 zum Jahresrhythmus); tiergeographische Einteilung; Vogelzug; historische Veränderungen; Literatur.

Dieses Buch scheint eine Übersetzung in eine westliche Sprache wert zu sein.

G. Rheinwald

Niethammer, J., & F. Krapp (1982): Handbuch der Säugetiere Europas. Band 2/I: Rodentia II. 649 S., 207 Abb. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.

Der nun vorliegende und nach vierjähriger Pause erschienene erste Teil von Band 2 der europäischen Säugetiere setzt fort und beendet die im ersten Band begonnene Abhandlung der Ordnung der Rodentia. Nach dem gleichen bewährten Schema wie im ersten Band (vergl. Besprechung in Bonn. zool. Beitr. 30, Heft 3/4, p. 497/98) folgen nun unter Mitwirkung kompetenter Mitarbeiter folgende 6 Familien: Cricetidae mit 3 Gattungen und 3 Arten, Arvicolidae („Es handelt sich um einen späten Seitenzweig der Cricetidae. Der Artenreichtum und das besondere Adaptationsniveau lassen es gerechtfertigt erscheinen, dieser Gruppe Familienrang einzuräumen.") mit 7 Gattungen und 27 Arten, Zapodidae mit einer Gattung und 2 Arten, Spalacidae mit 2 Gattungen und 3 Arten, Hystricidae und Capromyidae mit jeweils einer Gattung und einer Art.

Der Abhandlung der Arten ist jedesmal wieder eine Kennzeichnung der Familien und Gattungen vorangestellt. Sehr zu begrüßen ist — bei der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge und die heutige Verbreitung der Arten — eine in der Einführung von W. von Koenigswald gegebene, den neueren Erkenntnissen entsprechende Darstellung „Zur Gliederung des Quartärs", die vor einer voreiligen Gleichsetzung von Glazialen und Interglazialen an unterschiedlichen Fundorten warnt.

Die Bearbeitung der Arten zeigt eine Ausführlichkeit und Vollständigkeit, wie sie einer monographischen Zusammenfassung aller heutigen Erkenntnisse entspricht. So umfaßt beispielsweise die Abhandlung der Rötelmaus 38 Seiten mit anschließendem 149 Arbeiten enthaltendem Literaturverzeichnis. Diese erschöpfende Darstellung läßt die Bedeutung des Werkes als Grundlage und unentbehrliches Werkzeug für alle weiteren Bearbeitungen europäischer Säugetiere erkennen. M. Eisentraut

Pinter, H. (1981): Cichliden, Buntbarsche im Aquarium. 184 S., 30 Farbfotos, 23 Zeichnungen. Ulmer, Stuttgart.

Dieses Buch enthält interessante Informationen über zahlreiche, in der Aquaristik bekannte und auch weniger bekannte Cichliden der Welt. Mehr als ein Drittel befaßt sich mit Allgemeinwissen über Cichliden, deren verwandtschaftliche Beziehung, Biologie, sowie Angaben von allgemeiner aquaristischer Bedeutung. Besonderer Wert wird dabei auf Verhalten und Zucht einerseits, sowie andererseits auf Fütterung und Futterbeschaffung einschließlich der Futtertierzucht gelegt. Auch eine Anleitung zum Fotografieren wird gegeben.

Im Rest des Buches werden zahlreiche Cichliden, geordnet nach Kontinenten, und darin wiederum alphabetisch nach den lateinischen Gattungsnamen angeordnet, aufgeführt. Sie sind also nicht taxonomisch geordnet. Hier werden für jede Art Erkennungsmerkmale angegeben, die zusammen mit den Farbfotos eine Bestimmungshilfe darstellen. Es werden Besonderheiten der einzelnen Arten zu Verhalten, Zucht und Haltung vermittelt. Soweit vorhanden wird auch für jede Art oder Gattung ein deutscher Name angegeben.

Am Schluß des Buches befinden sich Angaben über Institutionen und Vereine, die sich mit Buntbarschen befassen, sowie über deren Fachzeitschriften. Ein kurzes Literaturverzeichnis und ein Namensregister sind ebenfalls vorhanden. K. Busse

Popper, A.N., & R.R. Fay (eds.) (1980): Comparative studies of hearing in Vertebrates. 457 S., 223 Abb., 6 Tab. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Dieser Sammelband ging aus einer gemeinsamen Arbeitstagung der Akustischen Gesellschaften der USA und Japans im Jahre 1978 hervor, die sich mit dem damaligen Stand gehörphysiologischer Forschung an Wirbeltieren befaßte. Den einzelnen Klassen der Vertebrata sind darin jeweils mehrere Beiträge zu verschiedenen Themen gewidmet: Fische (3), Amphibien (2), Reptilien (2), Vögel (4), Säuger (4). Ein Ausblick auf zukünftige Forschungsansätze in diesem Arbeitsgebiet bildet den Abschluß des Buches.

Die einzelnen Übersichtsreferate behandeln die periphere und zentrale Anatomie des Gehörs, die Neurophysiologie seiner peripheren und zentralen Strukturen sowie psychophysikalische Phänomene. Ausführlich dargestellt sind außerdem die Mechanismen der Lokalisation von Schallsignalen bei Fischen, Vögeln und Säugetieren.

Schon an dieser Aufzählung wird deutlich, daß dieses Buch zwar punktuell mit einer großen Fülle detaillierter Information aufwartet, jedoch keine umfassende Darstellung des gesamten Forschungsgebietes gibt. Es fehlt auch eine übergreifende Synopsis der Entwicklung und Leistungen des Gehörs bei Vertebraten, die stammesgeschichtliche Entwicklungslinien und -zusammenhänge aufzeigt. Dennoch bleibt festzustellen, daß dieses Buch einen sehr guten Einblick in den Stand der Forschung auf dem Gebiet der Hörphysiologie bei Wirbeltieren bietet und Information vereint, die sonst in vielen Einzelpublikationen verteilt ist.

Dem interessierten Leser, der sich mit der Biologie der untersuchten Arten befaßt, wird auffallen, in wie wenig Fällen z.B. sehr genauen Aussagen über das Hörvermögen einer Art eine Diskussion dieser Befunde im Hinblick auf ihre arteigenen Lautsignale oder auch andere Schallereignisse in ihrem natürlichen Lebensraum folgt. Es ist ganz deutlich, wie wünschenswert eine Zusammenarbeit zwischen Forschern unterschiedlicher Arbeitsrichtungen hier ist: das Hörvermögen einer Art ist ebenso wie der Aufbau ihres Gehörs nur als Ergebnis ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung zu verstehen.

Vielleicht gibt dieses Buch einen Anstoß, daß betroffene Wissenschaftler in Zukunft hier mehr zusammenarbeiten. Ansonsten ist es auf jeden Fall eine sehr gute Übersicht zu den darin behandelten Untersuchungsgebieten, deren Ergebnisse außer für Sinnesphysiologen sicher auch für Bioakustiker von großem Interesse sind. G. Peters

Roer, H. (Schriftleiter): Myotis, Mitteilungsblatt für Fledermauskundler, Band 18—19 (1980—1981) und Band 20 (1982). 200 und 96 S. Herausgeber und Vertrieb: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Die letzten Jahrgänge von Myotis seien Anlaß zu dem Hinweis, daß sich hier während seines zwanzigjährigen Bestehens ein Mitteilungsblatt zu einer seriösen wissenschaftlichen Zeitschrift entwickelt hat. Sie hat ein einheitliches Gewand erhalten und berichtet vor allem über Verbreitung, Bestand, Wanderungen und Schutz der mitteleuropäischen Fledermausarten. Eine willkürliche Auswahl der Hälfte der im „normalen" Band 20 behandelten Themen belegt dies: Überwinterung von Fledermäusen in Estland (Masing), Bestandserhebungen in fränkischen Höhlen (Preiß), Kartierung winterschlafender Fledermäuse bei Tübingen und Reutlingen (Nagel), der Besatz von Nistgeräten in Schleswig-Holstein (Dieterich) oder der Herbstzug des Abendseglers in Europa (Roer). Dazu kommen einige Kurzmitteilungen, Bekanntmachungen, eine Buchbesprechung und 12 Seiten Zitate neuer Fledermausliteratur. Die Jahrgänge 18—19 fallen insofern etwas aus dem Rahmen, als sie zusammengefaßt wurden und die Vorträge des „First European symposium on bat research" in Bonn vom 16.—20. Mai 1981 enthalten. Hier sind die Themen ausgeweitet worden, wie die folgenden Beispiele zeigen mögen: Populationsstruktur bei europäischen Fledermausarten (Horáček), Chromosomen von drei indischen Arten (Dulić), Cortisches Organ von *Nyctalus noctula* (Burda und Úlehlová), Morphologie der Fledermauscochlea (Bruns et. al.), Epiblema einiger Vespertilioniden (Klawitter), Hindernisvermeidung durch *Desmodus* (Joermann und Schmidt). Willkommen ist hier auch eine Sammlung von Vorträgen über den Schutz der Fledermäuse in verschiedenen europäischen Ländern: Schweden (Gerell), Dänemark (Baagøe), Niederlande (Lina), Belgien (Fairon), Jugoslawien (Mirić) und Bulgarien (Beron). Die Beiträge sind durchweg informativ, übersichtlich und solide. Die drucktechnische Gestaltung ist gut, und auch die Abbildungen, selbst die Fotos, erfüllen ihren Zweck.

Wer immer etwas über Bestand und Bestandsentwicklung mitteleuropäischer Fledermäuse in den letzten Jahren wissen möchte, wird auf diese Zeitschrift angewiesen sein. Aber auch die anderen Beiträge aus der Fledermauskunde sind wichtig und interessant. Die Anschaffung kann jedwedem Interessenten empfohlen werden, zumal der Preis, gemessen an Inhalt und Umfang der Zeitschrift, im Vergleich eher mäßig ist.

J. Niethammer

Rookmaaker, L.C. (1983): Bibliography of the Rhinoceros. XII + 292 S., 12 Abb. auf Tafeln. Balkema, Rotterdam.

Sehr übersichtlich gegliedert in die drei Hauptkapitel "History" (Antikes Griechenland und Rom, Mittlere Periode 400—1500 n.Chr., Schrifttum zwischen 1500 und 1800), "Biology" der fünf rezenten *Rhinoceros*-Spezies, und "Culture" (in Afrika, Altägypten, Nah- und Mittel-Orient, in Indien und Nepal, in Südost-Asien und in China, dazu im weltweiten Handel und speziell in Europa und Amerika) bringt dieses in rund 15jähriger Arbeit entstandene Buch weit über 3000 Informationen über sich seit alters her mit den Rhinocerotidae befassende Veröffentlichungen, dazu auch über unpubliziert gebliebene Berichte oder Aufzeichnungen. Dabei wird die Benutzung sehr durch eine ungemein durchdachte Aufgliederung nach taxonomischen Merkmalen, nach Verhaltensweisen, nach ökologischen Ansprüchen und vielen anderen Details erleichtert, damit eine wahre Fülle von Aspekten, Fragestellungen und Fakten berührend. Natürlich sind z.B. auch zoologische Museen, photographische Urkunden und altüberkommene Darstellungen (cf. Schwarzweißtafeln) entsprechend berücksichtigt. Im ganzen keineswegs nur eine sehr anerkennenswerte Fleißarbeit, sondern eine eindeutig unentbehrliche Fundgrube für

Zoologen, Jagd- und Kulturgeschichtler, die sich irgendwie mit Perissodactylen oder überhaupt mit Ungulaten bzw. mit dem sog. „Großwild" befassen. Man möchte sehr wünschen, daß Rookmaakers verdienstvolle Zusammenstellung Ähnliches über weitere Tierspecies bzw. -familien anregen wird, z.B. über Proboscoidea, Giraffidae, Equidae, Felidae, Cetacea und Pinnipedia. H. Kumerloeve

Salmen, H. (1980/82): Die Ornis Siebenbürgens. Beiträge zu einer Monographie der Vogelwelt dieses Landes. Bände I und II. Aus dem Nachlaß herausgegeben von H. Heltmann, W. Klemm & E. Schüz. Studia Transsylvanica Bd. 8/I und 8/II, XVII + 454, XVI + 501 S. Böhlau, Köln.

Als der 1896 geborene Hans Salmen wenig nach seinem 65. Geburtstage in Linz starb, hinterließ er als Ergebnis intensiver Beschäftigung von Jugend auf mit der Vogelwelt Siebenbürgens ein Typoskript von 1423 Seiten, d.h. eine für den Karpathenraum und seine Vorlande gewiß einmalige Materialsammlung und Auswertung bis 1944, nämlich dem Jahre, in dem er sich durch die politische Situation gezwungen sah, Heimat und Beruf aufzugeben und nach Österreich zu übersiedeln. Nur mehr sehr beschränkt und seit den späten 1950er Jahren kaum mehr war es ihm hier noch möglich, weitere Informationen zusammenzubringen. Sehr begrüßenswert deshalb, daß nunmehr diese wertvollen Unterlagen durch kompetente Bearbeiter der wissenschaftlichen Öffentlichkeit zugängig gemacht werden: in den vorliegenden zwei Bänden, denen ein abschließender dritter Band folgen soll. Insbesondere jener wird der notwendigen Ergänzung bzw. (soweit angängig) Heranführung an den gegenwärtigen Status der Forschung gewidmet sein, verbunden mit zeitgemäßer Adaptation an unsere Vorstellungen über „Raubvögel" bzw. Greifvogelabschuß, Artenschutz usw. Diesbezüglich hätte m.E. in Band I „Allgemeiner Teil" noch einiges mehr ausgemerzt werden sollen, z.B. die leicht mißverständliche Aufteilung auf Stegmanns Faunenelemente und die Hinweise auf evtl. mögliche bzw. verschwundene Brutvögel. (Mir ist bisher kein gesicherter Waldrapp-Nachweis bekannt geworden, und ähnlich dürfte es sich mit *Anas anguirostris, Chenalopex aegyptiacus* bzw. *Alopochen aeg.* etc. verhalten.) Besonders aufschlußreich ist das der Geschichte der orniothologischen Forschung in Siebenbürgen (im weiteren Sinne, s. Karte Abb. 1) gewidmete Kapitel (S. 18—58), nebst nachfolgender Übersicht über Siebenbürgische Vogelsammlungen (S. 59—81). Leider nur knapp sind die Hinweise über Vogelzug (S. 84—91). Daß sich im ganzen der von ungarischer Seite ausgeübte Einfluß ungemein fruchtbar ausgewirkt hat, wird gebührend verdeutlicht. Der die beiden Bände (S. 95—869) füllende „Spezielle Teil" ist erfreulich aufschlußreich. Manche Arten oder höhere Gruppen (z.B. Falconiformes: Bartgeier, Steinadler etc. und Tetraoninae) erfahren bevorzugte Darstellung; da und dort sind von Schüz zusätzliche Hinweise gegeben worden. Sehr nützlich auch ein synoptisches Ortsnamenregister (deutsch/rumänisch/ungarisch), ein mit Nachträgen versehenes Literaturverzeichnis und ein Register der Artnamen (deutsch und wissenschaftlich). Im ganzen ist, dank der behutsamen Auswahl durch die Herausgeber, ein Werk entstanden, das für alle, die sich mit der Avifauna der Karpathen bzw. Rumäniens und Ungarns oder jener ganz Südosteuropas befassen, unentbehrlich ist. Insofern ist es dem Referenten, der bereits als Jüngling und mehrfach auch späterhin der Siebenbürger Vogelwelt nachgehen konnte, eine freudige Überraschung. Dem Verlag gebührt neben den Bearbeitern für das „gewisse Wagnis" aufrichtiger Dank; letzteres macht offenbar den Verkaufspreis verständlich. H. Kumerloeve

Sauer, H.W. (1980): Entwicklungsbiologie. Ansätze zu einer Synthese. 328 S., 228 Abb. Geheftet. Springer, Berlin, Heidelberg & New York.

Eine unorthodoxe Zusammenstellung über den aktuellen Stand der Forschungsrichtung, die meist als Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie bezeichnet wird und die Kausalität von Ontogenese, Differenzierung und Wachstum zu enträtseln sucht.

Vorzug und Stärke des Buches liegen darin, die Fragen nach den Ursachen von Entwicklungsabläufen mit den Ergebnissen von Experimenten zu beantworten, die zu ihrer Klärung angestellt worden sind. Der aus Vorlesungen hervorgegangene Text wird leider durch allzu skizzenhafte Abbildungen ohne Unterschriften illustriert. Zwar mag die bewußt lässige Form auflockernd wirken und die Hinfälligkeit momentaner Erkenntnisse symbolisieren. Aber beim unerfahrenen Lernenden dürfte sie häufig zu Miß- und Unverständnis führen. So kann man bei Abb. S. 203 auf die Idee kommen, daß Somiten neben Nieren, Nebennieren, sympathischen Ganglien und Spinalganglien vorkommen oder daß nach Abb. S. 212 die Iris im Wirbeltierauge nur von der äußeren Lage des Augenbechers gebildet würde. Die Angabe, daß diese Außenschicht auch die derbe Hülle des Auges ergäbe, ist falsch, und *Armadillo* entgegen S. 154 kein Gattungsname eines Gürteltiers. Aber in Verbindung mit einigen Vorkenntnissen ist diese lebendige Darstellung informativ und anregend. J. Niethammer

Seegers, L. (1980): Killifische, eierlegende Zahnkarpfen im Aquarium. 176 S., 50 Farbfotos, 67 Zeichnungen. Ulmer, Stuttgart.

Dieses Buch enthält viel Information über zahlreiche Cyprinodontiden der Welt, wobei auch in der Aquaristik bisher weniger bekannte Arten berücksichtigt werden. Das erste Drittel des Buches befaßt sich mit Allgemeinheiten der Biologie dieser Fischgruppe. Es werden gut fundierte Kenntnisse über Haltung, Zucht, Verhalten und Ökologie vermittelt, welche eine wichtige Hilfe für den Aquarianer und jeden, der sich mit Killifischen befaßt, darstellen. Dieses gilt, zumal sie nicht einfach aus der Literatur übernommen wurden, sondern über den Prüfstein der weitgehenden eigenen Erfahrung des Autors gefiltert und ergänzt, und die aquaristischen Angaben speziell auf die Killifische zugeschnitten sind.

Im speziellen Teil des Buches, den restlichen zwei Dritteln, werden zahlreiche Arten und Gattungen vorgestellt. Sie sind in taxonomischer Anordnung aufgereiht und großenteils mit sehr guten Strichzeichnungen illustriert. Diese stellen neben den zahlreichen Farbfotos eine gute Erkennungshilfe dar. Bei jeder Art werden Angaben über biologische Besonderheiten, Haltung und Zucht gemacht. Verbreitungskarten sind vorhanden.

Recht nützlich ist auch die Artenliste am Schluß des Buches mit Angaben, ob es sich um Saisonfische oder normale Bodenlaicher handelt, und ihrer ungefähren Größe. Literatur-, Zeitschriften- und Vereinigungsregister sowie ein Artenregister sind vorhanden.

B. Busse

Berichtigung zu Bonn. zool. Beitr. 34 (1983), Heft 4, S. 507

Knaus, W.(†), & W. Schröder (1983): Das Gamswild. 3., neubearbeitete Auflage. 232 Seiten mit 136 Einzeldarstellungen in 90 Abbildungen und mit 23 Tabellen. Parey, Hamburg & Berlin.

Der erste Autor wurde versehentlich als „Kraus" zitiert.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können, zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

HERAUSGEBER:

ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND
MUSEUM ALEXANDER KOENIG, BONN

SCHRIFTLEITUNG:
HANS ULRICH

---

35. Jahrgang · 1984 · Heft 4

BONN

SELBSTVERLAG

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984) Heft 4

Ausgegeben im Dezember 1984

Inhalt

Seite
Dr. Heinrich Wolf † (M. EISENTRAUT) 305
RIEBESEHL-FEDROWITZ, J., & H.-H. BERGMANN: Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art 307
SCHUCHMANN, K.-L., & G. SCHUCHMANN-WEGERT: Notes on the displays and mounting behaviour in the Purple-throated Carib Hummingbird (*Eulampis jugularis*) 327
SCHÄTTI, B.: Fledermäuse als Nahrung von Schlangen 335
LÜLING, K.H. †: Der Biotop von *Rivulus luelingi* Seegers, 1984 (Pisces, Rivulinae) südwestlich von Joinville (Santa Catarina) 343
ULRICH, H.: Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea) 351
Buchbesprechungen 399

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Die Zeitschrift wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können, zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere gegen Erstattung der Herstellungskosten beziehen.

Die Verfasser von Beiträgen werden gebeten, ihre Korrespondenz an die Schriftleitung zu richten. Für die Bearbeitung von Kaufaufträgen und den Zeitschriftentausch ist die Bibliothek des Instituts zuständig. — Anschrift: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Jahrgang 35 1984 Heft 4

Am 9. August 1984 starb, zehn Wochen vor Vollendung seines 75. Lebensjahres,

Dr. Heinrich Wolf,

langjähriger Mitarbeiter am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn.

Heinrich Wolf wurde am 20. Oktober 1909 in Mülheim/Ruhr geboren. Nach seinem Schulabschluß 1929 studierte er an den Universitäten Göttingen, Freiburg/Br. und Bonn Zoologie, Botanik, Geographie und Chemie und promovierte 1934 zum Dr. phil.

Schon vor Abschluß seines Studiums hatte er Verbindung mit dem Geheimrat, Prof. Dr. Alexander Koenig, gesucht und wurde dann 1934 zunächst als Volontär-Assistent, sehr bald darauf als planmäßiger Assistent in den Mitarbeiterstab des Museums aufgenommen und von Koenig mit dem Aufbau einer wissenschaftlichen Säugetierabteilung betraut. Ausgehend von dem auf Koenigs Reisen gesammelten Material hat er durch eigene Sammeltätigkeit und durch Kauf und Schenkung die Sammlung weiter vermehrt und die Abteilung bis zu seiner Pensionierung 1974 als Kustos, zuletzt als Abteilungsdirektor, geleitet.

Zu seinen besonderen Verdiensten gehört die Mitbegründung und Mitherausgabe der „Bonner Zoologischen Beiträge", die seit 1950 erscheinen und dazu beigetragen haben, den internationalen Ruf des Museums zu fördern. Wolfs Interesse galt aber auch ganz allgemein dem Museumswesen. Bald nach dem Wiedererstehen des Deutschen Museumsbundes nach dem Zweiten Weltkrieg wurde er zum Vorsitzenden der Fachgruppe Naturwissenschaftliche und Technische Museen gewählt und erhielt später die Ehrenmitgliedschaft des DMB. Auch in Naturschutzorganisationen war Wolf tätig und hat sich hohe Verdienste erworben. Seit 1952 war er Mitglied des Vorstandes der Schutzgemeinschaft Deutsches Wild. Weiterhin war er Mitglied des Präsidiums des Deutschen Naturschutzringes, Vorsitzender des Kuratoriums der Forschungsstelle für Jagdkunde und Wildschadenverhütung, Mitglied des Beirates des Deutschen Jagdschutzverbandes und Mitglied des Vorstandes der Vereinigung Deutscher Gewässerschutz.

Als Vorsitzender der von ihm 1978 mitbegründeten Gesellschaft der Freunde und Förderer des Museums Alexander Koenig blieb er bis zu seinem Tode unserem Institut eng verbunden.

M. Eisentraut

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Aus dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück,
Forschungsgruppe Wirbeltier-Ökoethologie

Das Lautinventar der Brandente (*Tadorna tadorna*) in seiner Bedeutung für die systematische Stellung der Art

von

JUTTA RIEBESEHL-FEDROWITZ und HANS-HEINER BERGMANN [1])

Einleitung

Für die „Halbgans" *Tadorna tadorna* stehen uns zwei gebräuchliche deutsche Namen zur Verfügung: Brandente und Brandgans. Tatsächlich entspricht die Art in ihrer äußeren Erscheinung weder einer typischen Gans noch einer typischen Ente. Der gering ausgeprägte äußere Geschlechtsdimorphismus setzt sie deutlich von den meisten Entenarten ab. Im Flugbild und den Körperproportionen ähnelt sie zwar einer Gans, doch ist das Kleid beider Geschlechter zur Brut- und Ruhezeit auffallend aposematisch wie sonst nur die Brutkleider männlicher Enten. Die Ungewißheit der systematischen Zuordnung drückt sich auch darin aus, daß *Tadorna tadorna* zusammen mit einer Reihe anderer Arten einer in sich recht heterogen erscheinenden Zwischengruppe der Anatiden, nämlich der Unterfamilie der Tadorninae, zugeordnet wird (vgl. Heinroth 1910, Bauer & Glutz 1968, Wolters 1976). Bei Cramp & Simmons (1977) hat sie allerdings ihren Platz in der Tribus Tadornini der Unterfamilie Anatinae.

K. Lorenz (1941) versuchte in seiner klassischen Anatinenarbeit, ein natürliches System der Entenvögel aufgrund von morphologischen wie von Verhaltensmerkmalen zu erstellen. Er hat damals auch die wichtigsten Lautäußerungen berücksichtigt, ohne sie im Sonagramm darstellen zu können. Er nennt *Tadorna tadorna* „Brandente". Wir werden uns diesem Gebrauch hier anschließen, ohne den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit schon vorgreifen zu wollen. Es soll im folgenden versucht werden, das Lautrepertoire der Brandente einschließlich der Instrumentallaute zu analysieren, wobei auch die zugehörigen Situationen beschrieben werden.

---

[1]) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft

Wir können uns dabei auf einige schon vorliegende, meist nicht vollständige Beschreibungen stützen (Schifferli 1933, Boase 1935, Heinroth 1928, Johnsgard 1971, Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simmons 1977, Bergmann & Helb 1982). Doch weichen die Meinungen der Autoren über die einzelnen Lautäußerungen und ihre Funktion in mehreren Fällen voneinander ab. Patterson (1982) geht in seiner Monographie zur Ökoethologie der Art nur kursorisch auf die Rufe ein.

Die hier erstellte Beschreibung und Klassifizierung der Brandenten-Lautäußerungen fordert einen Vergleich mit den verwandten Gruppen. Es wäre erfreulich, wenn man das Lorenzsche Anatinensystem anhand einer sonagraphischen Analyse der Lautäußerungen überprüfen könnte. Würde es dadurch bestätigt oder verändert werden? Möglicherweise würde sich zeigen, daß die Vokalisationen als systematisches Merkmal durch spezifische Anpassungen in ihrem Wert gemindert sind. Zur Zeit liegen uns aber leider bei weitem nicht für alle Arten qualifizierte und vollständige Tonaufzeichnungen vor (vgl. Bergmann & Helb 1982). Ein groß angelegter Vergleich der Anatiden-Lautäußerungen bleibt daher der Zukunft vorbehalten. Wir werden hier das Lautinventar der Brandente zunächst mit dem einer typischen Entenart, dann einer typischen Gänseart vergleichen. Die Ergebnisse dieses Vergleichs müssen im Zusammenhang mit anderen vergleichend-systematischen Untersuchungen diskutiert werden.

Danksagung

Der Zoogesellschaft Osnabrück, insbesondere Herrn Dr. P. Drüwa, aber auch vor allem den verantwortlichen Tierpflegern, Frau G. Küppers und Herrn P. Diersmann, danken wir für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeiten und für vielerlei freundliches Entgegenkommen. Herr K. Hinrichs stellte freundlicherweise ein Aufnahmegerät zur Verfügung. Für eine kritische Durchsicht des Manuskripts sind wir Herrn Dr. H.-W. Helb, Kaiserslautern, dankbar.

Die untersuchten Tiere und Beobachtungsorte

Im Osnabrücker Waldzoo standen im Jahr 1980 für die Untersuchungen 15 adulte Brandenten (7 Erpel, 8 Enten), vermutlich alle aus Gefangenschaftszucht stammend, zur Verfügung. Die Vögel waren durch Kupieren eines Handflügels flugunfähig gemacht. Sie waren nur teilweise beringt, ließen sich aber an Gefiedermerkmalen verläßlich individuell unterscheiden. Sie bewohnten zwei Süßwasserteiche von etwa 400 m² Flächenausdehnung. Hier lebten auch zahlreiche andere Wasservögel. Zu der Brandenten-Gruppe gehörte ein homosexuelles Erpelpaar, eine Erscheinung, die auch von Schifferli (1933) an Gefangenschaftstieren bemerkt wurde.

Die Untersuchungen im Freiland fanden im Mai 1980 auf der Ostfriesischen Nordseeinsel Baltrum statt (vgl. Bergmann et al. 1982). Die zur Brutzeit dort vorhandene Population besteht aus schätzungsweise 100 bis 200 Individuen. Zu den die Lautäußerungen begleitenden Situationen wurden im Zoo etwa 800, im Freiland etwa 400 Einzelprotokolle aufgezeichnet. Die zugehörigen Ausdrucksbewegungen sind von Janssen (1982) analysiert worden.

Methoden

Die Rufaktivität der Vögel war zwischen 6 und 9 Uhr morgens am höchsten. Erhöhte Schwimm- und Ruffreudigkeit stellten wir auch bei leichtem Regen fest. Im April und Mai war die Gesamtaktivität der Tiere besonders ergiebig für Tonaufzeichnungen und Beobachtungen. Die Tonaufnahmen wurden mit einem Uher-4000 Report L-Tonbandgerät, dem Mikrophon Uher M 516 und einem Polyester-Parabolreflektor (60 cm ∅) aus der Produktion G. Kalden Frankenberg/Eder hergestellt. Die Sonagramme schrieben wir am Sonagraphen 7029 A der Firma Kay Elemetrics bei linearen Skalen für einen Frequenzbereich von 80—8000 Hz mit einer Filterbreite von 300 Hz (wide). Als Abbildungsvorlagen dienten die originalen Sonagramme, in denen Störgeräusche und Echos mit flüssigem Korrekturlack beseitigt wurden. Die Terminologie dieser Arbeit entspricht im wesentlichen der bei Bergmann & Helb (1982) vorgeschlagenen.

Ergebnisse

Im folgenden werden die einzelnen Lautäußerungen für die beiden Brandenten-Geschlechter getrennt besprochen. Der Beschreibung ist jeweils eine Darstellung der zugehörigen Ausdrucksbewegungen des rufenden Tieres sowie der begleitenden Situation (Kontext) angefügt. Die Anzahl der der Auswertung zugrundeliegenden Sonagramme (Sg.) bzw. Rufelemente (El.) ist in Klammern hinter der Überschrift der Rufbeschreibung angegeben. Die Liste der beschriebenen Lautäußerungen ist mit Sicherheit unvollständig. Insbesondere fehlen uns Tonaufnahmen und Kenntnisse über die leisen Laute der Kommunikation zwischen Partnern eines Paares sowie zwischen Alt- und Jungvögeln. Eine eingehende Studie über die jugendliche Stimmentwicklung ist in Vorbereitung. Die folgende Darstellung gliedert sich in Rufe der Erpel und Rufe der Enten, während die Instrumentallaute sowie das Zischen anhangsweise aufgeführt werden. Von einem „Gesang" wie bei Sing- und Hühnervögeln sowie einigen anderen Vogelgruppen kann man bei Anatiden nicht sprechen.

Die Rufe des Erpels

Die vokalen Stimmlaute des Erpels sind von pfeifender, d. h. tonaler Qualität (mit einer Ausnahme, s. u.).

„tju-tju" (n = 10 Sg., 82 El.) (Abb. 1a). — Die Rufe klingen gequetscht pfeifend. Andere Autoren haben abweichende Umschreibungen verwendet: „piupu" (Cramp & Simmons 1977), „quiquiqui" (Heinroth 1928), „zjügge-zjügge.." (Bauer & Glutz 1968) und „djudjudju.." (Voigt 1950).

In den vorliegenden Sonagrammen beträgt die Anzahl der aneinandergereihten Elemente 2 bis 29. Die Reihung kann aber auch je nach Erregung länger sein, im Prinzip annähernd kontinuierlich. Einzelne Elemente können bei langsamem Ruftempo akzentuiert hervortreten. Bei schneller Reihung wirkt die Betonung aller Elemente gleichmäßig. Dabei verändert sich die Klangfarbe

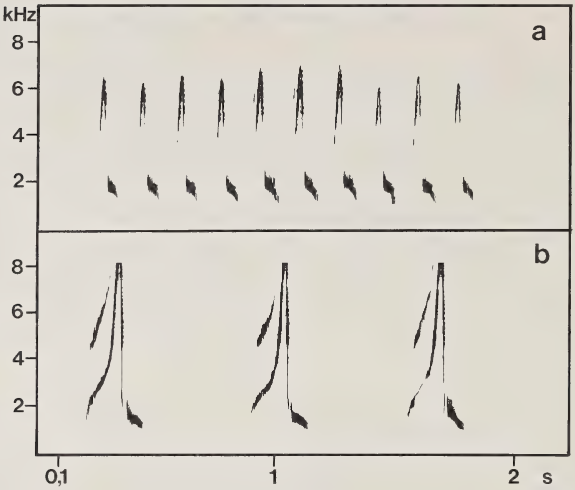


Abb. 1 a: „tju-tju"-Ruf des Branderpels, Osnabrücker Zoo, Mai 1980. b: Drei aufeinanderfolgende „tiju"-Rufe eines Branderpels, 29. 5. 1980, Baltrum.

etwas („tjitji..."). Jedes Element der Phrase besteht aus zwei Anteilen („tj"—„u"). Der erste Teil hat eine spitz dachförmige Gestalt im Bereich zwischen 4 und 8 kHz. Der zweite stellt einen absinkenden Formanten im Bereich zwischen ca. 3 und 1 kHz dar. Die Elemente haben eine zeitliche Ausdehnung von 115 ± 22,8 ms und variieren zwischen 82 und 195 ms. Die Intervalle liegen zwischen 8,2 und 109 ms (Mittel 54,9 ± 35,3 ms). Bei extrem schneller Reihung sind sie kaum noch erkennbar. Aus diesen Daten errechnet sich eine durchschnittliche Wiederholfrequenz von 5,9 Hz. Bei erhöhter Erregung verkürzt sich die Elementdauer ebenso wie die Intervalldauer. Die Reichweite der Rufe für das menschliche Ohr ist relativ gering. Sie übersteigt kaum einen Bereich von 50—100 m.

Kontext: Der Schnabel wird bei allen Formen leicht geöffnet. Am Boden ist das langsame „tju-tju" vom rotierenden Pumpen begleitet, einer charakteristischen Kopf-Hals-Bewegung. Bei höherer Erregung beschleunigt sich sowohl der Ruf als auch die Pumpbewegung. Die auslösenden Reize sind vielfältig. Es kommen sowohl allgemeine Störungen (wie Annäherung von Menschen) als auch spezifische Situationen (wie die Annäherung von Art- und Fremdgenossen) infrage. In schnellem Lauf bei der Flucht dominiert die Intensivform „tji-tji"; es fehlen dann ebenso wie im Flug die rotierenden Pumpbewegungen.

„tiju" (n = 10 Sg., 22 El.) (Abb. 1b). — Diese Form stellt eine gedehnte Variante des „tju-tju" dar. Der Klangcharakter ist diesem sehr ähnlich, doch treten die einzelnen Teile stärker hervor. Die Betonung liegt für unser Ohr auf der zweiten Silbe: „tijú". Man kann die von Kirkmann & Jourdain (in Cramp & Simmons 1977) angegebene Umschreibung „sos-thieu" leicht mit diesem Element identifizieren.

Der Ruf tritt nicht in längeren Serien auf. Meist ist er nur ein- bis viermal nacheinander zu hören. Im Vergleich zum „tju"-Element steigt der erste Teil des „tiju" langsamer mit Schulterbildung und deutlichem Oberton an. Der Spitzenwert liegt durchschnittlich höher als beim „tju", oft außerhalb der 8 kHz-Skala. Der Rest des Elements entspricht dem „tju". Das abschließende tonreine Band sinkt kaum unter 1 kHz ab (Mittel 1,1 kHz; n = 13). Die Dauer des recht formkonstanten Elements beträgt durchschnittlich 288 ± 41,7 ms, minimal 244, maximal 377 ms. 16 Intervalle maßen 343 ± 157 ms. Die Reichweite beträgt wie beim „tju-tju" kaum 100 m.

Kontext: Zuweilen folgt unmittelbar ein „tirr" (s. u.). Der Ruf tritt in den beobachteten Fällen zusammen mit einem ungleichmäßigen rotierenden Pumpen auf. Wir beobachteten ihn nur in relativ wenigen Fällen, im Freiland beim Abflug in Störungssituationen oder im Flug. Im Zoo waren die Verhältnisse entsprechend, doch hörten wir hier den Ruf noch seltener als im Freiland.

„tirr" (n = 19 Sg., 20 Rufe) (Abb. 2a,b). — Hier handelt es sich um einen weichen Triller mit pfeifendem Klangcharakter. Bei Bauer & Glutz (1968) findet er sich als „siurr" oder „gusiurr", bei Heinroth (1928) als „quirr" umschrieben.

Er setzt sich aus einem einleitenden Doppelelement und einer Phrase dicht gereihter Einzelelemente zusammen. Diese Einzelelemente stehen z. T. nahe der Basislinie in Gestalt eines Zickzackbandes miteinander in Verbindung. Wo diese Verbindung nicht dargestellt wird, überschreitet dennoch die Intervalldauer zwischen den Untereinheiten im Sonagramm nicht 2 mm (= ca. 16 ms), so daß wir sie als Teile eines Elementes auffassen können (Shiovitz 1975, Bergmann & Helb 1982). Das einleitende Doppelelement scheint im Vergleich zu den „tju"-Elementen spiegelbildlich angelegt zu sein. Es beginnt mit einem ansteigenden tonalen

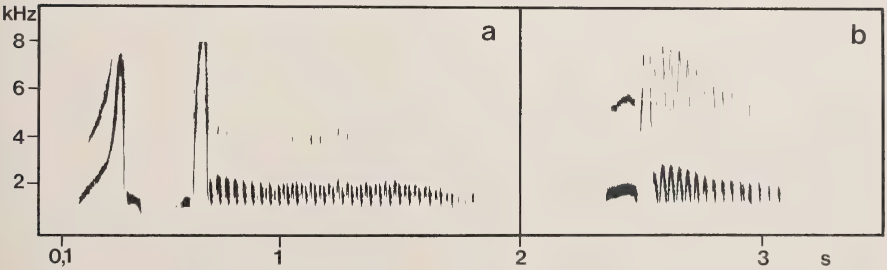


Abb. 2: „tirr"-Rufe von Branderpeln. a: Normalform mit vorgesetztem „tiju" (vgl. Abb. 1 b), 29. 5. 1980, Baltrum. b: Abweichende Form, Mai 1980, Osnabrücker Zoo.

Frequenzband vor dem spitz dachförmigen Teil. Dieser tonale Anteil hat eine zeitliche Ausdehnung von 144,6 ± 36,4 ms (minimal 92, maximal 194 ms). Der spitz dachförmige Anteil hat eine Dauer von durchschnittlich 59,9 ± 26,9 ms (n = 13). Der anschließende phrasierte Anteil des Rufes besteht im Schnitt aus 20,8 ± 11,1 Unterelementen (n = 20), minimal aus 10, maximal aus 51. In Abb. 2a treten zwei etwas verschieden geformte Unterelemente in alternierendem Wechsel auf. 19 Phrasen dauerten im Mittel 698,5 ± 230 ms. Die Wiederholfrequenz der Unterelemente in den Phrasen beträgt durchschnittlich 29,85 Hz. Für die Dauer von 9 vollständig aufgenommenen „tirr"-Rufen ergab sich ein Mittel von 877 ± 94 ms. Triller treten nicht gereiht, sondern als Einzelrufe auf. In seiner Lautstärke ist der Triller noch leiser als das „tju-tju" und wohl kaum weiter als 50 m zu hören.

Kontext: Der Triller wurde entweder in Zusammenhang mit der Verbeugung oder mit wiederholtem Schnabelaufwerfen wahrgenommen, das den Abflug ankündigt. Zuweilen geht ein zischendes Geräusch voraus. Der Schnabel ist während des Rufes leicht geöffnet, ebenso wie beim „tju-tju". Das „tirr" tritt in verschiedensten Situationen auf. Im Zoo ist es häufig im Anschluß an Baden oder Gefiederputzen zu bemerken, weiterhin beim Abklingen oder Zunehmen stärkerer Erregung wie vor oder nach aggressiven Auseinandersetzungen mit Art- oder Fremdgenossen, nach unspezifischen Störungssituationen oder nach einer Kopulation. Da es nicht selten im Anschluß an eine „tji-tji"-Serie unmittelbar vor einer Aggression oder Flucht zu hören ist, könnte es als Ausdruck höherer Erregung im Vergleich zu „tju"- und „tji"-Rufen aufgefaßt werden. Es scheint

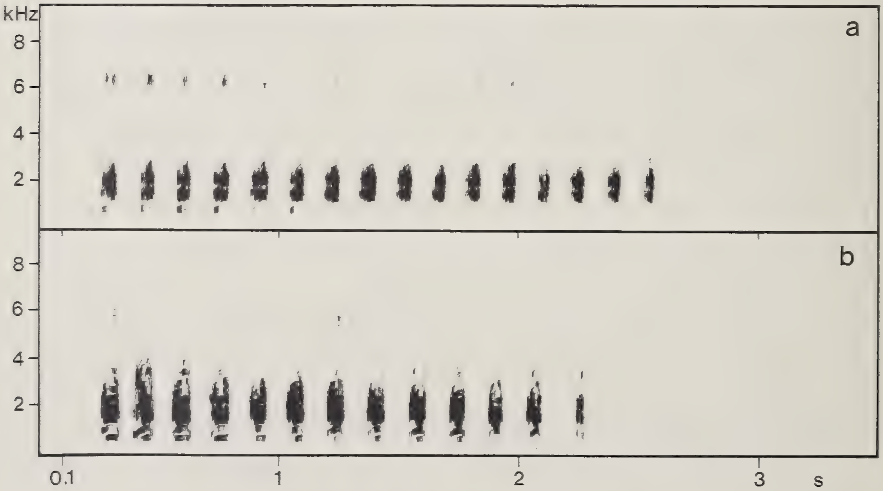


Abb. 3 a: Fast vollständige „gaga"-Rufreihe eines Branderpels, 28. 5. 1980, Baltrum. b: Ende einer „gaga"-Rufreihe einer Brandente, 28. 5. 1980, Baltrum.

ebenso wie die Verbeugung vorwiegend in den aktiven Phasen des Jahres aufzutreten und wird während der Mauserzeit im Spätsommer kaum beobachtet. Untersuchungen über die jahreszeitliche Häufigkeit von Triller und Verbeugung bzw. ihre jahreszeitliche Variation wären erwünscht.

„gaga" (n = 1 Sg., 17 El.) (Abb. 3a). — Der gaga-Ruf des Erpels ist im Gegensatz zu der entsprechenden Lautäußerung der Ente selbst zur Fortpflanzungszeit eine seltene Erscheinung. Aus diesem Grund haben wir auch nur eine einzige Tonaufnahme von einem fliegenden Tier zur Auswertung zur Verfügung. Das Vorkommen des Rufes beim Erpel ist aber unzweifelhaft und wird auch von Nicolai (mündl. Mitt.) bestätigt. Diese Tatsache hat entscheidende Bedeutung für die Diskussion um die Lauterzeugung.

Der „gaga"-Ruf des Erpels entspricht in seiner Qualität weitgehend dem entsprechenden Entenruf (Abb. 3b). Die Elementdauer beträgt in dem vorliegenden Fall 68,2 ± 6,2 ms, die Intervalldauer 79,2 ± 6,7 ms. Für die übrige Beschreibung sei auf das Enten-„gaga" verwiesen.

Kontext: Der Ruf trat bei einem einzeln fliegenden Erpel auf. Er dürfte auch sonst dann zu hören sein, wenn ein Erpel von seiner Partnerin getrennt ist (Nicolai, mündl. Mitt.). Ob qualitative Geschlechterunterschiede zwischen dem männlichen und dem weiblichen „gaga" bestehen, kann aufgrund des geringen Materials derzeit nicht ausgesagt werden.

Die Rufe der Ente

Im Gegensatz zum pfeifenden Charakter der meisten Erpelrufe sind die Entenrufe als nasal-geräuschhaft zu bezeichnen (vgl. Heinroth 1910).

„gaga" (15 Sg., 235 El.) (Abb. 3b). — Es handelt sich um einen in kurzen oder längeren Serien geäußerten Ruf mit etwas nasalem, rundem, weittragendem Klang, den typischen Ruf der weiblichen Brandente. Verschiedene Autoren geben unterschiedliche, aber dennoch leicht zu identifizierende Umschreibungen an: „ak-ak-ak" (Bauer & Glutz 1968), auch „ak-ak", ebenso Boase (1935) und Young (1970). Cramp & Simmons (1977) nennen außerdem weitere Varianten wie „ark-ark-ark", „ugg-ugg-ugg" und „gagaga". Bei Heinroth (1910 und 1928) finden sich die Umschreibungen „tat tat tat" und „ratratra". Kirkman & Jourdain (in Cramp & Simmons 1977) schreiben „quack-wack-wack-wack".

Die Elemente folgen im allgemeinen in langen Serien (Phrasen) aufeinander. Die Anzahl der Elemente in den uns vorliegenden Aufnahmen beträgt 3 bis 144. Die Elementdauer liegt im Durchschnitt bei 66,5 ms (± 10,6), im Minimum bei 24,5, im Maximum bei 90,1 ms (n = 235). Die Intervalle variieren zwischen 35,9 und 150,3 ms (Durchschnitt 83 ± 27,9 ms; n = 30). Zu Beginn und Ende des „gaga"-Rufes treten zuweilen Verzögerungen oder andere Ungleichmäßigkeiten auf, die bis hin zur Unterbrechung reichen. Der Lautstärkenschwerpunkt liegt im Bereich zwischen 1 und 3 kHz. Je nach Aussteuerung der Geräte und Schalldruck der Aufnahme können die Bänder bis 8 kHz und darüber hinaus reichen. Die ca. 300 Hz breit geschriebenen Formanten können so dicht liegen, daß sie sich gegenseitig überlappen bzw. verschmelzen. Hier sind Seitenbänder beteiligt. Der Ruf ist im allgemeinen so laut, daß er gut 1 km weit gehört werden kann.

Kontext: Während des Rufes wird der Schnabel ein wenig geöffnet. Sonst sind keine besonderen Haltungsänderungen oder Ausdrucksbewegungen mit ihm verbunden. Wie beim Erpel hört man den Ruf dann, wenn die Ente vom Partner bzw. Artgenossen getrennt ist; dies gilt für den Zoo ebenso wie für das Freiland. Besonders charakteristisch ist der Ruf dann, wenn die Ente ihre Nisthöhle zur Brutzeit verlassen hat und sich während des Fluges zum Nahrungsrevier im Wattenmeer dem Erpel ankündigt. Sieht die rufende Ente plötzlich einen Störenfried wie einen menschlichen Beobachter, so kann sie den Ruf unvermittelt abbrechen.

„egege" (8 Sg., 191 El.) (Abb. 4). — Dieser Ruftyp ist von früheren Beobachtern nicht als eigene Rufklasse beschrieben worden. Er ist morphologisch nahe verwandt mit dem „gaga", dem Kontext nach aber zu unterscheiden.

Die Anzahl der Elemente beträgt mindestens 6. Die obere Grenze der Anzahl ist wie beim „gaga" schlecht zu bestimmen. Die zeitliche Ausdehnung der Elemente liegt zwischen 7,4 und 39,2 ms (Durchschnitt 22,5 ± 6,5 ms). Sie ist signifikant geringer als beim „gaga" (t-Test, $p < 0,001$ ‰). Bei den Intervallen gibt es größere Überschneidungen: Dauer im Durchschnitt 57 ± 13,8 ms, Extremwerte 25,3 und 89 ms. Die Wiederholfrequenz der Elemente beläuft sich im Schnitt auf 12,6 Hz. Die Frequenzverteilung für das Einzelelement unterscheidet sich von den „gaga"-Elementen. Die Formanten setzen hier sehr tief an, gehen aber kaum über 5—6 kHz hinaus. Die Schwärzung verteilt sich meist recht gleichmäßig über den Frequenzbereich von 0—3 kHz. Die Hervorhebung einzelner Banden wie in Abb. 4 stellt eher eine Ausnahme dar. Der Schalldruck wechselt nicht selten im Verlauf der Elementserie. Während das „gaga" von allen Entenrufen am weitesten trägt, ist das „egege" für das menschliche Ohr nur auf etwa 100 m Entfernung zu vernehmen.

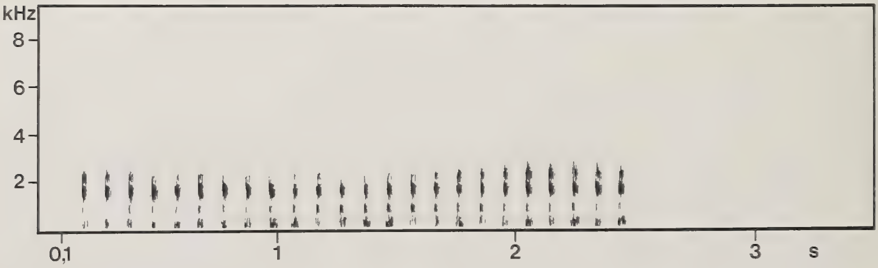


Abb. 4: Ende einer „egege"-Rufreihe einer Brandente, Mai 1980, Osnabrücker Zoo.

Kontext: Dabei tritt das Schnabelöffnen nur in geringem Grad auf, manchmal ist es gar nicht zu sehen. Der Ruf war häufig von „rotierendem Pumpen" begleitet, das je nach Grad der Erregung schneller oder langsamer vor sich ging. Im Zoologischen Garten trat der Ruf bei unspezifischen Störungen, bei Annäherung des Partners sowie dann auf, wenn in der Nähe eine aggressive Auseinandersetzung im Gange war.

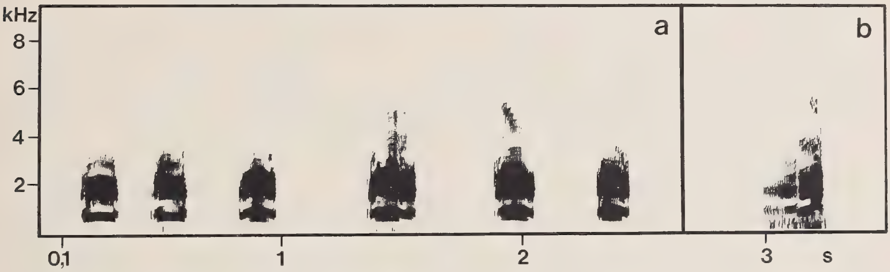


Abb. 5 a: Folge von „ak-ak"-Rufen der Brandente, 29. 5. 1980, Baltrum. b: Typischer „arak" oder „arek"-Ruf der Brandente, 28. 5. 1980, Baltrum.

„ak-ak" (6 Sg.,61 El.) (Abb. 5 a). — Wie sich in den Sonagrammen und den Meßwerten zeigt, ist auch dieser Ruf nahe mit dem „gaga" verwandt. Es gibt sogar Übergänge zwischen beiden Formen, so daß die Definition beider nur als „injunktiv" im Sinne von Hassenstein (1955) aufgefaßt werden kann. Andere Autoren führen dementsprechend das „ak-ak" unter der hier als „gaga" bezeichneten Form auf.

Das „ak-ak" tritt als kurze Rufreihe von 2—3 Elementen, aber auch in länger gereihter Form mit ca. 10 Elementen auf. Während in den langen Serien die Intervalle zwischen den Elementen etwa konstant gehalten werden (Durchschnitt 209 ± 90,6 ms bei n = 26, Extremwerte 72,7 und 351 ms) und dies auch für die Elementdauer gilt (Durchschnitt 92,6 ±32,4 ms bei n = 61, Extremwerte 48,2 und 200 ms), treten in den kürzeren Serien (siehe auch Abb. 5 a) Unregelmäßigkeiten in Intervall- und Elementdauer auf. Der Gesamtfrequenzbereich der Elemente erstreckt sich etwa von 0,5 bis 8 kHz. Ein davon abgesetzter niedriger Frequenzbereich zwischen ca. 0,7 und 1,4 kHz weist ebenfalls starke Schwärzungen auf. In den Hauptschwärzungsbereichen sind die Formanten so dicht geschichtet, daß man sie kaum voneinander trennen kann. Die durchschnittliche Wiederholfrequenz der Elemente in den Rufreihen liegt bei 4,5 Hz. Die Reichweite des „ak-ak" für das menschliche Ohr liegt mit ca. 250 m unter derjenigen des „gaga".

Kontext: Der Schnabel wird während des Rufens geöffnet. Zugeordnete spezifische Ausdrucksbewegungen ließen sich nicht feststellen. Die begleitenden Situationen stimmen in mancher Hinsicht mit dem „gaga" überein. Im Zoo trat das langsame „ak-ak" wiederholt in unmittelbarem Anschluß an das „gagaga" auf. Die Ente war dabei meist allein, schaute umher oder ging zum Wasser. Im Freiland war der Ruf nur im Flug oder beim Abflug zu hören. In fast allen Fällen befand sich der Vogel dabei in Begleitung mehrerer Artgenossen. Wie beim „gaga" geschah es, daß angesichts plötzlich wahrgenommener menschlicher Beobachter die Rufserie abrupt abgebrochen wurde.

„arak" (oder „arek") (12 Sg., 18 El.) (Abb. 5b). — Dieser Ruf ist im Vergleich zu den oben beschriebenen Formen langgezogen und klingt zweisilbig, obwohl er nur aus einem Element besteht. Die Betonung liegt auf der zweiten Silbe, die entweder mehr nach „a" oder nach „e" klingt. Bei Bauer & Glutz (1968) lautet die Umschreibung „arrä", bei Voigt (1950) „ga-ak", und bei Cramp & Simmons (1977) findet man „aank" sowie „arruk arruk".

Der Ruf tritt meist als Einzelelement oder einmal wiederholt auf. Die Elemente erreichen eine Dauer von 263 ± 48,5 ms (Extremwerte 169 und 331 ms). Der Frequenzbereich erstreckt sich maximal von ca. 0,3 bis 8 kHz. Während die Bänder im ersten lautschwächeren Anteil etwa horizontal verlaufen, weisen sie im zweiten Teil einen deutlichen Anstieg und danach einen scharfen dachförmigen Knick nach unten auf. Der erste Teil ist rauh frequenzmoduliert, der zweite glatter. Er entspricht etwa einem Element aus der „gaga"-Reihe (vgl. Abb. 3b). Der Ruf ist für das menschliche Ohr gut 250 m weit zu hören.

Kontext: Eine spezifische Ausdrucksbewegung ist nicht zugeordnet. Im Zoo hörten wir das „arak" der Ente nach Störungen, in einem Fall nach einer Kopulation, auch von einem Junge führenden Muttertier, das kurzzeitig von einigen seiner Küken getrennt war. Im Freiland erklang der Ruf hauptsächlich beim Abflug infolge Störung. In einem Fall rief eine Ente mehrfach „arak", als sie einen entdeckten menschlichen Beobachter umkreiste. Der Ruf kann also funktionell als Alarmruf bezeichnet werden.

„rar" (19 Sg., 39 El.) (Abb. 6). — Es handelt sich um einen art- und geschlechtstypischen, sehr hart klingenden, rauhen Ruf aus rhythmisch gereihten Elementen. Verschiedene Autoren umschreiben ihn unterschiedlich, z. B. Bauer & Glutz (1968) ähnlich wie Heinroth (1928) mit „ro-au".

Die Elemente treten in kurzen, zuweilen auch längeren Serien bis zu ca. 10 Elementen auf. Die Elementdauer beträgt im Schnitt 236 ± 42 ms; Extremwerte 170 und 325 ms. Die innerhalb einer Rufreihe sehr stabilen Intervalle messen durchschnittlich 537 ± 224 ms (n = 25), Extremwerte 220 und 1323 ms. Der Hauptfrequenzbereich liegt zwischen 0,3 und 3,8 kHz. Jedes Element gliedert sich bei geeigneter Analysequalität in gereihte Untereinheiten (Abb. 6, 3. Element), die in ihrer Wiederholung den rollenden Klangcharakter des Rufes für unser Ohr erzeugen. Viele „rar"-Elemente sind aber auch so stark geräuschhaft überformt, daß diese Untereinheiten nicht mehr zu erkennen sind. Zuweilen tritt, vielleicht als individuelle Variante, ein Anhängsel am Element auf, das ihm einen zweisilbigen Klang wie „rar-e" verleiht. Die Wiederholfrequenz der Elemente in der Serie liegt in den untersuchten Fällen durchschnittlich bei 1,29 Hz. Der Ruf ist leiser als das „gaga", aber immerhin 300—500 m weit zu hören.

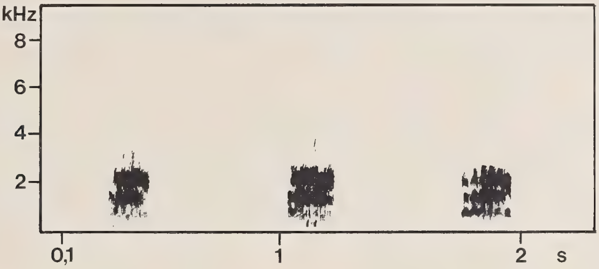


Abb. 6: „rar"-Rufe der hetzenden Brandente, Mai 1980, Zoo Osnabrück.

Kontext: Der Schnabel wird während des Rufs leicht oder deutlich geöffnet. Der „rar-rar"-Ruf ist nur der Ente zueigen. Er tritt in der spezifischen Situation des „Hetzens" (Lorenz 1941) auf und ist dementsprechend mit typischen Bewegungen der Ente verbunden (vgl. Janssen 1982). Die Ente hält sich im Normalfall nahe bei ihrem Partner auf. Nähert sich ein fremder Erpel oder eine Gruppe von Artgenossen, so beginnt die Ente in kürzeren (2—3 El.) oder langen (6—10 El.) Serien „rar" zu rufen. Dabei ist der Hals nach vorn gestreckt und der Kopf gehoben. Der Hals vollführt pendelnde Bewegungen zwischen Partner und fremden Artgenossen. Außerhalb der Phasen der Paarbildung, wo es besonders häufig ist, kann das Hetzen auch bei aggressivem Zusammentreffen mit Artgenossen auftreten. Im Zoo sieht man es zuweilen auch ohne die typische auslösende Situation, gelegentlich sogar gegenüber Artfremden. Die Ente kann den Ruf und die zugehörigen Bewegungen sowohl zu Lande als auch auf dem Wasser als auch im Flug äußern.

Zischen

Wahrscheinlich beide Geschlechter zischen bei Abwehr mit weit geöffnetem Schnabel. Wir wissen nicht sicher, ob es sich dabei um ein echtes vokales oder eher ein instrumentales Lautsignal handelt.

Instrumentallaute

Scheinputzen. — Während des Scheinputzens im Zusammenhang mit der Werbung (vgl. Lorenz 1941, Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simons 1977, Johnsgard 1978) soll bei Erpel und Ente ein ratterndes oder kratzendes leises Geräusch entstehen, wenn der Schnabel über die Kiele und Handschwingen-Unterseite streicht. Hiervon liegen uns keine Tonaufnahmen vor.

Flugschall (29 Sg., 112 El.) (Abb. 7). — Die von Stresemann (1927—34) als „Instrumentalmusik" bezeichneten, beim Flug entstehenden Schallereignisse nennen wir hier Flugschall. Die gewohnte Bezeichnung „Fluggeräusch" ist insofern irreführend, als es sich dabei keineswegs um Geräusche im physikalischen Sinne handeln muß, sondern häufig um ausgesprochen pfeifende Laute, also um Töne. Die Bezeichnung Flugschall erlaubt es, beim Flug erzeugte Schallereignisse verschiedenster Qualität zusammenzufassen. Das schwirrende Pfeifen beim aktiven Flug der Brandente läßt sich in beiden Geschlechtern vernehmen. Eine geschlechtsspezifische Formdifferenzierung wird vermutet, ist aber noch nicht genügend belegt. Da der größere Erpel eine geringere Flügelschlagfrequenz aufweist als das weibliche Tier, kann man beide sowohl dem Gehör nach als auch im Sonagramm an der Wiederholfrequenz der Pfeiftöne unterscheiden. Die Dauer der Flügelschlaglaute beträgt in der vorliegenden Stichprobe (n = 112) ohne Berücksichtigung des Geschlechts durchschnittlich 75,7 ms, im Extrem 40,9 und 110,3 ms. Die Dauer der Intervalle liegt bei 131,6 ms (n = 140) mit Extremwerten von 107,8 und 159,3 ms. Daraus ergibt sich eine mittlere Wiederholfrequenz (d. h. Flügelschlagfrequenz) von 4,8 Hz. Die lautstärkenintensivsten Frequenzanteile liegen zwischen 2 und 4 kHz. Es handelt sich entweder um horizontale oder um absteigende Formanten. Im doppelten Abstand zur Nullinie finden sich Obertöne. Hin und wieder beobachtet man geräuschhafte Überformung, besonders wenn der Flügel eine Lücke aufweist.

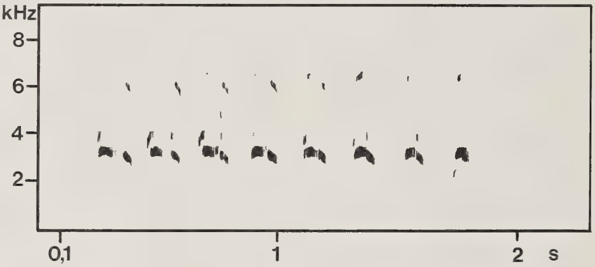


Abb. 7: Flugschall eines Brandentenpaares. Die absteigenden Elemente, die sich im Laufe der Folge allmählich den horizontalen annähern, stammen wahrscheinlich von dem schneller fliegenden Weibchen. 28. 5. 1980, Baltrum.

Diskussion

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, aufgrund einzelner Merkmale oder Merkmalskombinationen eine systematische Gliederung der Entenvögel vorzunehmen. Bevor wir die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit in diese Diskussion einbringen, sollen die verschiedenen Ansätze an einigen Beispielen vorgestellt werden.

Klassifikation nach anderen Merkmalen

Chromosomen. — Aufgrund der Chromosomenmorphologie stellt Yamashina (1952) alle Tadornen in unmittelbare Nachbarschaft der Gattung *Anas*, ja er gruppiert sie sogar mit *Aix*, *Cairina* und den Tauchenten zusammen in ein Supergenus *Anas*. Dieses Supergenus rechnet mit den Gattungen *Mergus*, *Dendronessa* und *Cygnus* zur Unterfamilie der Anatinae, der die Gänse als Unterfamilie Anserinae gegenüberstehen.

Federproteine. — Aufgrund der Federproteine (Keratine) ergibt sich ebenfalls eine Verwandschaft der Tribus Tadornini (über die Cairinini) mit den Anatini, wobei die Tauchenten mehr abseits stehen (Brush 1976). Auch hebt sich im Dendogramm eine klare Distanz aller Enten zu den Gänsen hervor.

Bürzeldrüsensekret. — Wenn man den Verzweigungs- und Substitutionsgrad der Fettsäuren aus dem Bürzeldrüsensekret untersucht, so findet man die oben genannten Tendenzen im großen und ganzen bestätigt (Jacob 1977). Allerdings stehen einige Gänsearten und der Höckerschwan unerwartet weit entfernt von den übrigen Gänsen und Schwänen in der Nähe der Tauchenten, die sich auch ihrerseits etwas unsystematisch anordnen. Man möchte dem entnehmen, daß diese Methode nicht durchweg zu taxonomisch hochwertigen Ergebnissen führt. Odham (1966) hatte schon früher eine wesentliche Distanz zwischen dem Höckerschwan und den Tadornen festgestellt. Jedenfalls sind Rostgans (*T. ferruginea*) und Brandente auch nach den Bürzeldrüsensekreten nahe miteinander verwandt und stehen insgesamt näher bei den Enten als den Gänsen.

Allgemeine Studien. — Sibley & Ahlquist (1972) haben nicht nur eine historische Übersicht über die bisherigen Klassifikationsversuche und -argumente für die Anseriformes und andere Vogelgruppen erstellt, sondern auch aufgrund eigener Untersuchungen an den Eiklarproteinen vieler Arten die Uniformität der Ordnung Anseriformes bestätigt. In der genannten wie in vielen weiteren bei ihnen aufgeführten Arbeiten geht es allerdings meist um die spezifische systematische Stellung interessanter Randgruppen bzw. Arten wie *Anseranas semipalmata* und der Gattungen *Chauna* und *Dendrocygna*. Es ergeben sich daher für die Position und Aufgliederung der „Halbgänse", insbesondere für die Gattung *Tadorna*, relativ wenig Anhaltspunkte.

In der Klassifikation der Anseriformes von Delacour & Mayr (1945), die Daten der verschiedensten Art einbezieht, stehen die Tadornini als Tribus in der Unterfamilie Anatinae. Alle Ähnlichkeit mit den Gänsearten, wie sie sich teilweise in den englischen und deutschen Trivialnamen ausdrückt, ist nach diesen Autoren „entirely superficial". Johnsgard (1961) hat das System von Delacour & Mayr mit einigen Änderungen übernommen. Dem schließt sich im wesentlichen auch Peters (1976) in seiner kritischen Betrachtung der Klassifikationsverfahren am Beispiel der Anseriformes an. Er weist darauf hin, daß die „Halbgänse" im

Prinzip als abgeleitete Enten zu betrachten seien, nicht aber als primitive Anatinae oder gar als Bindeglieder zwischen Enten und Gänsen.

Vieles spricht also dafür, daß *Tadorna tadorna* eine Ente ist und daher auch — solange die Wahl frei ist — als Brandente und nicht als Brandgans bezeichnet werden sollte. Wir fragen uns nun, welche Erkenntnisse die Lautäußerungen in diese Diskussion einbringen.

Vergleich der Lautäußerungen von Brandente, Stockente und Graugans

Wir haben uns im folgenden zwei häufige und im Verhalten recht gut bekannte Arten zum Vergleich mit der Brandente ausgewählt. Die Stockente (*Anas platyrhynchos*) ist in der Anatinenarbeit von Lorenz (1941) eingehend analysiert und auch in den neueren Handbüchern (Bauer & Glutz 1968, Cramp & Simmons 1977) ausführlich behandelt worden. Über die Lautäußerungen der Graugans (*Anser anser*) sind wir weniger gut informiert. Eine Analyse des Lautinventars und seiner Ontogenese ist in Vorbereitung (A. ten Thoren). Vergleichssonagramme für beide Arten entnehmen wir einer zusammenfassenden Darstellung von Bergmann & Helb (1982) (Abb. 8 und 9).

Das Lautrepertoire der Brandente ist, wie wir oben festgestellt haben, mit geringen Ausnahmen geschlechtsdimorph. Gleiches gilt für die Enten, in unserem Fall die Stockente (Abb. 8). Die Erpel verfügen über pfeifende Lautäußerungen (Stockente: Grunzpfiff, Abb. 8a), die den Weibchen völlig fehlen. Dem geht

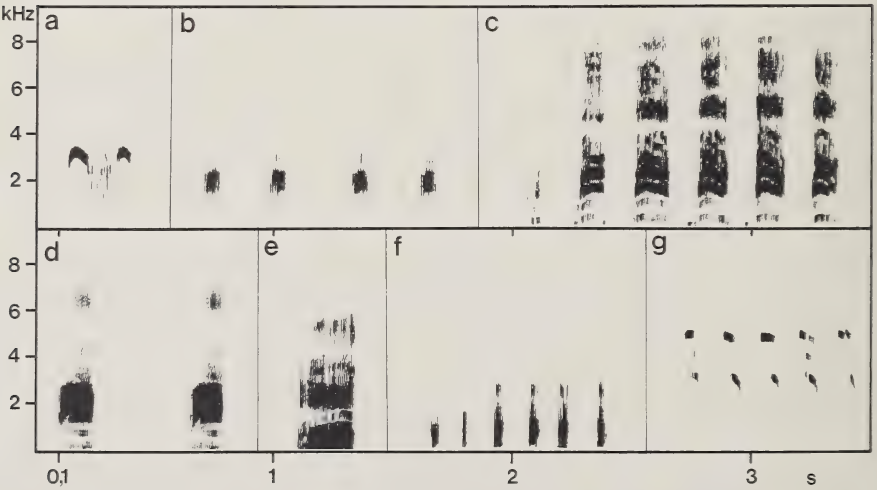


Abb. 8: Übersicht über das Lautinventar der Stockente (*Anas platyrhynchos*). a: Grunzpfiff des Erpels, b: „räb" des Erpels, c: Decrescendo-Ruf der Ente, d: „wak"-Ruf der Stockente, e: „waak"-Ruf der Stockente bei Alarm, f: Hetzrufe der Stockente, g: Flugschall eines Stockerpels. Aus Bergmann & Helb (1982).

die Ausbildung der Syrinxtrommel im männlichen, ihr Fehlen im weiblichen Geschlecht parallel (vgl. Tab. 1). Über kausale Beziehungen zwischen Syrinxbau und Lautrepertoire bei Anatinen haben wir noch keine ausreichende Kenntnis. Da der Branderpel auch das „gaga" rufen kann, steht fest, daß die Syrinxtrommel das Hervorbringen lauter und sonorer Lautäußerungen nicht behindert.

Wir finden in Form und Situationsbezug einzelner Lautäußerungen erstaunliche Übereinstimmungen zwischen Brandente und Schwimmenten. Das „gaga" der Brandente entspricht sowohl in seinen akustischen Eigenschaften als auch im Kontext weitgehend dem Decrescendo-Ruf der Stockente (Abb. 8c). Ein spezifischer Begleitruf zum weiblichen Hetzen existiert in gleicher Weise bei der Brand- wie bei der Stockente (Abb. 8f). Das „ak-ak" der Brandente entspricht den „wak"-Rufen der Stockente (Abb. 8d), die Alarmrufe beider Arten sind sehr ähnlich. Die Beziehung zwischen dem Hetzen der Enten und dem Triumphgeschrei der Gänse (Radesäter 1975) scheinen demgegenüber viel weniger ausgeprägt. Der Vergleich könnte noch weitergeführt werden, besonders wenn man weitere Entenarten hinzuzieht.

Auch bei den im Flug entstehenden Instrumentallauten ergibt sich eine klare Übereinstimmung zwischen *Tadorna tadorna* und den typischen Entenarten, jedoch ein Unterschied zu den Gänsen. Während Gänse bei Beschleunigungen im aktiven Flug und bei raschen Änderungen der Fluglage knatternde Geräu-

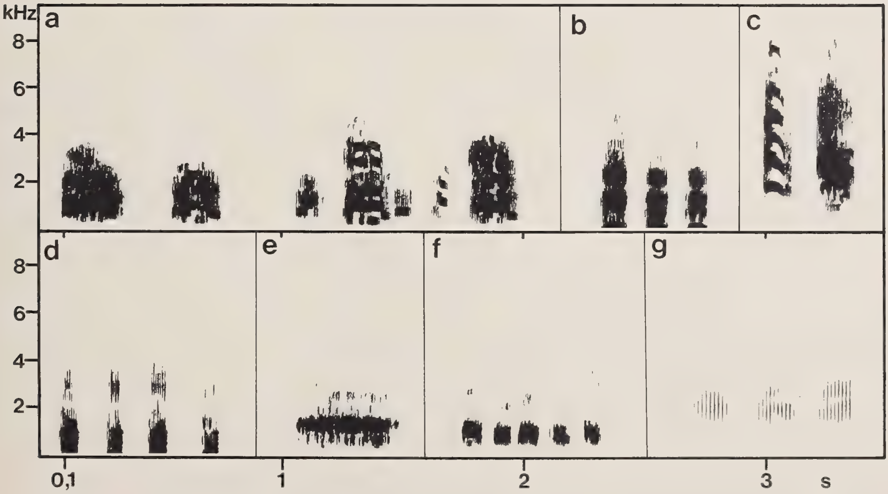


Abb. 9: Übersicht über das Lautinventar der Graugans (*Anser anser*). a: Lautes Schnattern „gagaga" mehrerer Individuen, b: Schnelles „gagaga" bei Erregung, c: Alarmrufe („ik", „äk") unterschiedlicher Klangfarbe zweier Partner, d: leise Kontaktrufe „gagaga", e: Zischen bei Abwehr, f: lautes „gagaga..." im Abflug, g: ratternde Fluggeräusche. Aus Bergmann & Helb 1982.

Tabelle 1: Vergleich äußerer Merkmale bei *Tadorna tadorna*, Gänsen und Enten mit einer Bewertung der Übereinstimmungen zwischen Brandente und Enten nach der Terminologie von Hennig (1979).

Merkmal	Gänse	*Tadorna tadorna*	Enten	Bewertung Brandenten/Enten
Aposematische Gefiedermonomorphie	—	+	—	autapomorph
Syrinx d. ♂ mit Knochentrommel	—	+	+	synapomorph
Flügelspiegel ♂ und ♀	—	+	+	synapomorph
Schwarz-Weiß-Zeichnung des Daunenkleides	—	+	—	autapomorph
Glatte Eischale	—	+	+	synapomorph?
Zweimalige Mauser pro Jahr	—	+	+	synapomorph
Ernährungshauptbestandteile: Kl. Weich- und Schalentiere	—	+	—	autapomorph
Geschlechtsdimorphes Lautrepertoire	—	+	+	synapomorph
Zweisilbiger Kückenstimmfühlungslaut	(—)	+	+	symplesiomorph
Höhlenbrüter	—	+	(—)	autapomorph
Hetzen	—	+	+	synapomorph
Antrinken	—	+	+	synapomorph
Scheinputzen	—	+	+	synapomorph

sche hervorbringen (Abb. 9g), hört man von Enten ein rhythmisches Pfeifen (Abb. 8g), für das meist spezifische Schallschwingen verantwortlich gemacht werden (Stresemann 1927—34).

Die Geschlechterunterschiede in den Lautäußerungen sind bei der Brandente denkbar groß, größer als man sie selbst bei Angehörigen verschiedener Arten oder gar Familien einer Ordnung erwarten würde. Bei den Gänsen dagegen scheint das Lautrepertoire nicht qualitativ geschlechtsdimorph und auch weniger diskret zu sein als bei den Enten (Abb. 9). Die pfeifenden Töne der männlichen Enten fehlen ihnen anscheinend völlig (mit Ausnahme der Jungvögel). Die Rufe sind meist gänseartig schnatternd oder trompetend in ihrer Qualität. Es erscheint unmöglich, spezifische Übereinstimmung von Ruftypen (auch nach dem Kontext) mit den Enten oder der Brandente zu entdecken.

Sonstige Merkmale

Weitere Merkmale sowohl ethologischer als auch morphologischer oder allgemein biologischer Art sind für die drei Arten in Tab. 1 vergleichend zusammengestellt und nach dem Hennig'schen System (z. B. in Hennig 1979) bewertet. Es ergibt sich auch hier eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Enten und den Tadornen. Einzig die Geschlechtsmonomorphie im Gefieder weicht von dem typischen Entenbild ab. Doch ergeben sich auch in diesem Merkmal klare Unterschiede zu den Gänsen. Während die „grauen" Gänsearten ein mehr oder weniger kryptisches Gefieder aufweisen, ist das Federkleid bei den Brandenten in beiden Geschlechtern als ausgesprochen aposematisch anzusehen, was besonders für das Flugbild gilt (vgl. Heinroth 1910). Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß das Brüten in Höhlen sich als wesentlicher Kausalfaktor auf das Beibehalten eines primären aposematischen Kleides auch bei der weiblichen Brandente ausgewirkt hat. Man kann hier also nicht einmal von Konvergenz, sondern von bloßer Parallelität im Geschlechtsmonomorphismus reden. Möglicherweise hängen mit dieser Erscheinung oder mit dem Höhlenbrüten selbst weitere gänseartige Besonderheiten der Brandenten zusammen wie die teilweise gemeinsame Beteiligung beider Partner am Führen der Jungen und die mögliche lebenslange Paarbindung.

Offene Fragen

In der vorliegenden Arbeit sind die Lautäußerungen der Brandente nach Untersuchungen im Freiland und an handaufgezogenen Tieren in einem Zoologischen Garten qualitativ beschrieben worden. In der Form der Lautäußerungen sind uns keine Unterschiede zwischen den beiden Gruppen aufgefallen. Dagegen deuten sich Unterschiede im Situationsbezug an, die sich vor allem in der verschiedenen Häufigkeit des Auftretens zeigten. Möglicherweise beruhen diese Unterschiede allein auf der Tatsache, daß im Zoologischen Garten eine größere Gruppe von Individuen auf relativ engem Raum zusammenlebt und die Vögel ständig miteinander konfrontiert werden. Dennoch oder gerade deshalb wäre eine exakt quantifizierende Arbeit, die dem Problem der gefangenschafts- (aber wohl noch nicht domestikations-)bedingten Häufigkeitsänderungen der Lautäußerungen nachgeht, sehr wünschenswert.

Beim Vergleich von Branderpel und -ente ist der unterschiedliche Situationsbezug der Lautäußerungen aufgefallen. Die Entenrufe sind in höherem Maße situationsspezifisch als die Erpelrufe. Gleichzeitig sind die Erpelrufe verhältnismäßig leise, die der Ente laut. Wenn man eine Funktionsanalyse der Lautäußerungen im arteigenen Kommunikationssystem anstrebt, muß man vorweg eine quantitative Motivations- und eine ebensolche Situationsanalyse vornehmen. Hierzu liefert die vorliegende Arbeit eine Grundlage.

Das Lautrepertoire der Brandente läßt sich im wesentlichen auf ein obertonreiches und mit Seitenbändern ergänztes sonores „ga" zurückführen. Dieses Grundelement wird mitsamt dem zugehörigen Intervall unterschiedlich stark gedehnt. Wir erkennen das am besten, wenn wir einerseits die Abbildungen, andererseits die Werte für die mittleren Zeitdauern der Elemente und Intervalle in ms noch einmal vergleichend betrachten: „egege" 22,5 (Int. 57); „gaga" 66,5 (Int. 83); „ak-ak" 92,6 (Int. 209); „rar" 236 (Int. 537); „arak" 263 (meist Einzelruf). Die einzelnen Rufklassen sind also zeitlich und durch unterschiedlich rasche Reihung gut getrennt. Das „rar" und das "arak" sind etwa gleich lang, jedoch durch zusätzliche Klangeigenschaften unverwechselbar. Dennoch gibt es zwischen „egege", „gaga" und „ak-ak" Übergänge, die hier nicht berücksichtigt worden sind. So scheinen diese Rufformen formal nicht sehr hoch ritualisiert zu sein, selbst wenn sie ihrer situativen Zuordnung nach klarer differenziert sind als die Erpelrufe. Bei diesen ist demgegenüber die formale Ritualisierung weitergetrieben worden. Sowohl das „tjutju" als auch das „tiju" und das „tirr" lassen sich zwar leicht auf eine gemeinsame Wurzel zurückführen, doch finden wir keine Übergänge zwischen ihnen. Dafür bieten diese Rufformen weniger Anhaltspunkte für eine klare Kontext-Zuordnung. Die formalen und die funktionalen Eigenschaften der beiden Inventare scheinen ganz unterschiedlich entwickelt zu sein und in noch nicht recht übersehbaren Beziehungen zueinander zu stehen.

Nach verschiedensten Untersuchungen (s. o.) sind die Brandente und die Rostgans sehr nahe miteinander verwandt. Obwohl es zwischen den beiden Arten große stimmliche Unterschiede gibt, ist wohl der Geschlechtsdimorphismus der Lautäußerungen gleich stark ausgeprägt (z. B. Heinroth 1910). Die Bezeichnung Rostgans dürfte nach diesem und anderen Merkmalen demnach genauso irreführend sein wie der veraltete deutsche Trivialname Brandgans für die Brandente. Dringend erwünscht ist eine gleichsinnige Untersuchung der Rostgans und der übrigen „Halbgänse" in bio-akustischer Sicht. Dabei muß auch die Frage geprüft werden, ob die Gruppe überhaupt als monophyletisch angesehen werden kann. Da sich im Falle der Brandente das System der lautlichen Signale als ein sehr hochwertiges verwandschaftliches Kriterium erwiesen hat, könnte man versuchen, aufgrund dieser Merkmalsgruppe — und immer unter Berücksichtigung der anderen Merkmalskomplexe — die näheren Verwandten und schließlich die gesamten Anatinae und Anserinae neuerlich vergleichend und ordnend zu untersuchen. Eine Anregung hierzu ist schon bei Bergmann & Helb (1982) formuliert worden, obwohl das dort vorgelegte Material bei weitem noch nicht zur Lösung dieser Aufgabe ausreicht.

Zusammenfassung

Das Lautrepertoire adulter Brandenten wird nach Untersuchungen in einem Zoologischen Garten und im Freiland sonagraphisch analysiert. Die Beschreibungen enthalten auch Angaben zu den begleitenden Ausdrucksbewegungen und Situationen.

Das Lautrepertoire besteht aus mindestens 8 vokalen und 2 instrumentalen Lautäußerungen. Es ist fast durchweg geschlechtsdimorph. 3 der 4 Rufe des Erpels sind relativ leise und von pfeifender Qualität, die 5 Rufe der Ente meist laut und von sonor-nasalem Klang. Nur der „gaga"-Ruf findet sich in beiden Geschlechtern, er tritt aber bei der Ente häufig, beim Erpel sehr selten auf. In ihrer situativen Zuordnung sind die Lautäußerungen des Erpels unspezifisch und anscheinend nach Erregungsgraden skaliert, die der Ente relativ spezifisch.

Nach der Struktur des Lautrepertoires und vielen anderen verglichenen Eigenschaften stehen Brandenten den Anatinen viel näher als den Anserinen. Die Bezeichnung Halbgänse ist ebenso irreführend wie der Name Brandgans.

Summary

A descriptive and comparative analysis of the vocal repertoire of the Shelduck (*Tadorna tadorna*)

The vocalizations of the adult Shelduck, recorded in the Osnabrück Zoological Garden and on the East Frisian Island Baltrum, were analyzed by means of the sonograph. The analysis includes the behavioural and social context.

The repertoire is made up of at least 8 calls and 2 instrumental sounds. It is, with one exception, sexually dimorphic. Three out of four drake calls are relatively low-voiced and of tonal quality: the five duck call types are penetrant and of a nasal quality. The „gaga" call is shared by drakes and ducks; however, ducks use this call by far more often than drakes. Whereas the male calls appear to be scaled according to the degree of arousal, the female ones are much more situation-specific.

The structure of the vocal repertoire complements a range of other criteria indicating that Shelducks are much closer related to the ducks (subfamily Anatinae) than to geese (subfamily Anserinae). Most of the similarities to geese are entirely superficial.

Literaturverzeichnis

Bauer, K.M., & U.N. Glutz v. Blotzheim (1968): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. 2. Anseriformes (1. Teil). — Akademische Verlagsgesellschaft, Frankfurt a. M.

Bergmann, H.-H., & H.-W. Helb (1982): Stimmen der Vögel Europas. — BLV München.

—, H. Ringleben & H. Zucchi (1982): Brutzeitliche Vogelbestandsaufnahme auf der Ostfriesischen Insel Baltrum. — Vogelk. Ber. Nieders. 14: 65—100.

Boase, H. (1935): On the display, nesting and habits of the Sheld-Duck. — Brit. Birds 28: 218—224.

Brush, A.H. (1976): Waterfowl feather proteins: analysis of use in taxonomic studies. — J. Zool. 179: 467—498.

Cramp, S., & K.E.L. Simmons (Hrsg.) (1977): The birds of the Western Palearctic. Bd. 1. — Oxford Univ. Pr., Oxford.

Delacour, J., & E. Mayr (1945): The Family Anatidae. — Wilson Bulletin 57, No. 1: 3—55.

Hassenstein, B. (1955): Abbildende Begriffe. — Verh. DZG 1954, Zool. Anz. Suppl. 18: 197—202.

Heinroth, O. (1910): Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. — Acta V. Congr. Int. Orn. Berlin 1910: 589—702.

— & K. Heinroth (1928): die Vögel Mitteleuropas. Bd. 3. — Berlin-Lichterfelde.

Hennig, W. (1979): Wirbellose I. — Fischer, Jena.

Jacob, J. (1977): Die systematische Stellung der Dampfschiffenten (*Tachyeres*) innerhalb der Ordnung Anseriformes. — J. Orn. 118: 52—59.

— & A. Glaser (1975): Chemotaxonomy of Anseriformes. — Biochemical Systematics and Ecology 2: 215—220.

Janssen, R. (1982): Die Ausdrucksbewegungen der Brandente (*Tadorna tadorna*). — Hausarbeit Univ. Osnabrück (unveröffentlicht).

Johnsgard, P.A. (1961): The taxonomy of the Anatidae — behavioural analysis. — Ibis 103a: 71—86.

— (1971): Observations on sound production in the Anatidae. — Wildfowl 22: 46—59.

— (1978): Ducks, geese and swans of the world. — University of Nebraska Press, Lincoln & London.

Lorenz, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. — J. Orn. 79, Sonderheft. Nachdruck in: Über tierisches und menschliches Verhalten, Bd. 2, 13—113. Piper, München.

Odham, G. (1966): Studies on feather waxes of birds IV. — Ark. Kemi 25, Nr. 51: 543—554.

Patterson, I.J. (1982): The Shelduck. — Cambridge Univ. Pr., Cambridge.

Peters, D.S. (1976): Evolutionstheorie und Systematik. — J. Orn. 117: 329—344.

Radesäter, T. (1974): Form und sequential associations between triumph ceremony and other behaviour patterns in the Canada Goose *Branta canadensis* L. — Orn. Scand. 5: 87—101.

Schifferli, A. (1933): Von der Brandente, *Tadorna tadorna* (L.). — Orn. Beob. 30: 145—156.

Shiovitz, K.A. (1975): The process of species-specific song recognition by the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. — Behaviour 55: 128—179.

Sibley, C.G., & J.E. Ahlquist (1972): A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. — Bull. Peabody Mus. nat. Hist. 39: 1—94.

Stresemann, E. (1927—1934): Sauropsida: Aves. — In: Kükenthal, W., & Th. Krumbach (Hrsg.): Handbuch der Zoologie 7, 2. Berlin & Leipzig.

Voigt, A. (1950): Exkursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. 11. Aufl. — Quelle & Meyer, Heidelberg.

Witherby, H.F., F.C.R. Jourdain, N.F. Ticehurst & B.W. Tucker (1952): The handbook of British birds, Bd. 3. — London.

Wolters, H.E. (1976): Die Vogelarten der Erde. 2. Lief. — Parey, Hamburg & Berlin.

Yamashina, Y. (1952): Classification of the Anatidae based on the cyto-genetics. — Papers from the Coordinating Comittee for Research in Genetics 3: 1—34.

Young, C.M. (1970): Shelduck parliaments. — Ardea 58: 125—130.

Anschrift der Verfasser: J. Riebesehl-Fedrowitz und Dr. H.-H. Bergmann, Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Osnabrück, Postfach 4469, D-4500 Osnabrück.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Notes on the displays and mounting behaviour in the Purple-throated Carib Hummingbird *(Eulampis jugularis)*

by

K.-L. SCHUCHMANN and G. SCHUCHMANN-WEGERT

Since 1975 we have been studying the population dynamics, foraging strategies and reproduction biology of hummingbirds living on several islands in the Lesser Antilles, West Indies. Here, we summarize our observations made on Guadeloupe (Riflet), Dominica (Freshwater Lake, Morne Trois Pitons) and on St. Lucia (Edmond Forest Reserve, Mt. Gimie) of the displays and mounting behaviour of the Purple-throated Carib Hummingbird (*Eulampis jugularis*), the largest species in the guild of Lesser Antillean trochilids (average body mass: 8.7 g, n = 19). Behavioral observations were also made on captive *Eulampis jugularis* kept in Bonn. Although some details on the displays and nesting habits of this species have been described (Bond 1941, Schuchmann 1977, Wolf 1975, Wolf & Wolf 1971) we will augment this published information and present some ideas on the adaptiveness of certain behaviours.

The reproduction period

The reproduction cycle of *Eulampis jugularis* falls into the months of January (earliest nesting date 3rd January 1978, Micoud, St. Lucia, pers. observation) to July (latest record for Dominica, Wolf & Wolf 1971). Wolf (1975) reported that males collected in January on Dominica had small testes (1.0—1.5 mm long), and concluded that these males were incapable of sperm transfer (also see Williamson 1956). In mid-April, during the peak of the breeding season, Wolf (1975) found males to have enlarged (6.0 mm) and sperm producing testes.

On St. Lucia, where most of our studies were conducted, we frequently noted considerable yearly variation in the onset and the end of the breeding period. This variation coincided with nectar availability (mainly from flowers of *Heliconia caribea*) at higher, moisture altitudes, where this species is generally found (Bond 1961).

By mid-July males, females and immature birds disperse into lowland areas and are often found foraging for nectar in the flower gardens of coastal villages. Also during this period, on Guadeloupe and on St. Lucia, Purple-throated Caribs were abserved in semi-dry and even in xerophytic habitats along the shore-line, collecting nectar from cacti (*Opuntia* sp., *Melocactus* sp.). The dispersal pattern of this species during the non-breeding season is poorly known and warrants further study.

Sexual differentiation

Male and female *Eulampis jugularis* show only slight differences in their plumage (Bond 1961). Generally, the iridescent green wings and the deep purple red gorget are more brightly coloured in males than in females. However, these characters are only useful for birds in the hand. The most reliable and easiest way to distinguish the sexes is by the more elongated and pronounced curved beak in the female. The male's bill is distinctly shorter and almost straight (average in males: 24 mm, n = 12; average in females: 30 mm, n = 7). It should also be noted that the sexes differ in body mass (average in males: 9.6 g, n = 12; average in females 7.8 g, n = 7; values were obtained from St. Lucia). Immature birds have distinctly shorter bills and orange gorgets which are sometimes deep-red with conspicious orange mottling. Based on these characters, immatures and adults can normally be distinguished in the field.

Male *Eulampis jugularis* occupy and defend feeding territories almost year round (Wolf & Wolf 1971). Females hold feeding territories, centred around flowers, only during the post-breeding period, but will defend the area near the nest against avian intruders. We can confirm the observations of Wolf & Hainsworth (1971) that male *Eulampis* are dominant over all other sympatric hummingbird species, including females.

Display and mounting behaviour

The courtship display sequence of *Eulampis jugularis* has already been described (Schuchmann 1977, Wolf 1975). Therefore, we only outline the main stages, leading to synchronization of sexual behaviour (sequences A to E below) and present additional notes if our observations differ from previous descriptions. The entire mating sequence normally takes less than 4 to 5 minutes.

A — A female intrudes into a male's territory. Generally, she is chased from the territory by the resident male, but continues to return until the male will permit her to perch within the defended territory.

B — Almost immediately after the female is "accepted" the pair performs the "arc-display". During this display the iridescent green wings are stretched at about 25° to 45° from the body. In that position both birds swing their entire bodies side to side, like a pendulum. The wing-lifting behaviour seems to depend upon the intensity of the performed "arc-display". While "arcing" the male produces a series of shrill calls (Fig. 1). During this ritualized phase both sexes often reach synchrony in their "arcing" actions.

C — Thereupon, perch change flights were observed and wing shuffling after the pair landed. According to Wolf (1975) at this stage the female often displaces the male from occupied perches, indicating "a reversal of dominance roles". We

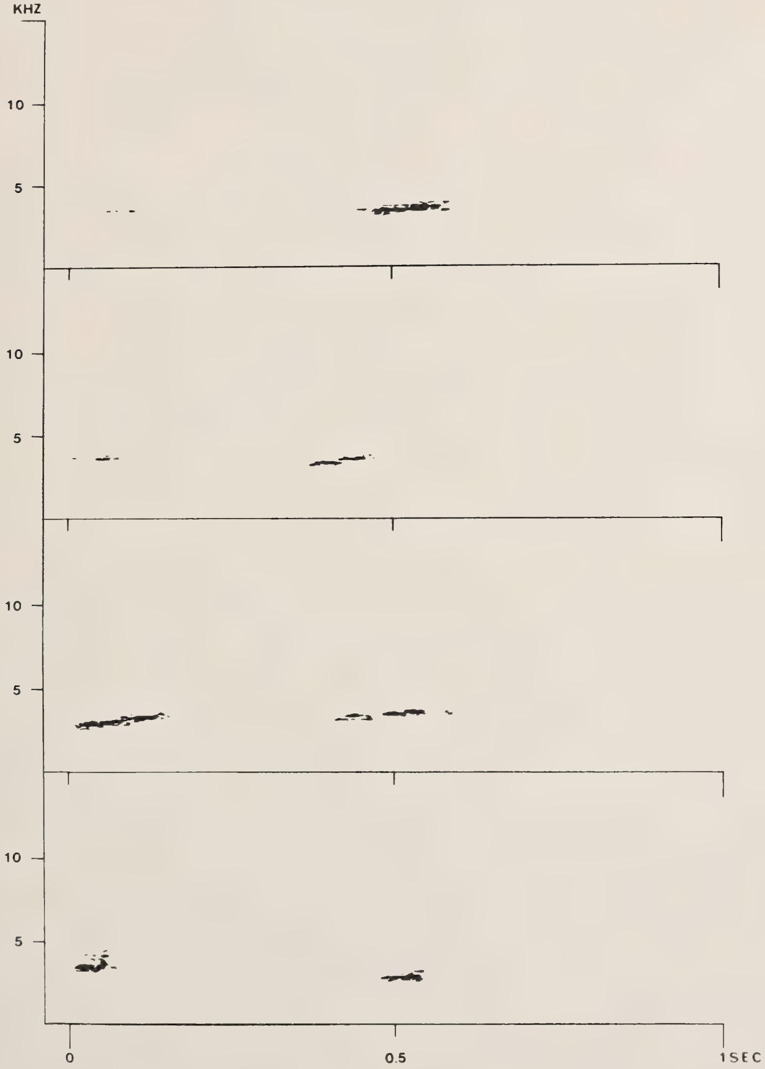


Fig. 1: Sound spectrograms of male vocalizations ("song") of *Eulampis jugularis* representing the typical pattern of each call. This "song" is given by males only. The individual calls sound like a sharp whistle to the human ear. All tracings were made from original spectrograms.

assume that these close-distant flights serve as motoric actions to relieve antagonistic drives; for if the display is interrupted at that stage the female is promptly chased off the male's territory. Females will often stop these perch change flights and start the sequence over again with an "arc-display". The result of these flights is to allow the pair to closely approach one another.

D — The male then leaves the perch and flies in a semi-circle pattern (pendulum flight) in front of the female, keeping his head upright while exposing the purple-red gorget. The perching female synchronizes her body movements to the flight pattern of the male.

E — Based on our observations, the male then either returned to his former perch and sometimes started over again with wing displaying (mostly when the female did not achieve synchrony at stage D), or flew around the sitting female. In the latter case, the male would mount the female by landing on her back. However, more often we witnessed the male returning to his perch, fly towards the female, approach and hover in front of her. Generally, at this point both individuals had ventral cloacal contact. This was performed in an upright posture by lowering both the position onto the perch. While the copula was performed frontally both birds turned their body sidewards crossing their rectrices, allowing maximum abdominal contact (Fig. 2).

Discussion

In many trochilids the defense of a territory plays an important role in allowing the bird to secure daily energy requirements. As pointed out by Pitelka (1942), most of the intra- and/or interspecific behaviours exhibited in hummingbirds are antagonistic rather than sexual in nature. Hummingbird displays, therefore, cannot be explained solely as "specific stimuli and specific response" actions as often described in estrildid finches (for literature review see Goodwin 1982) and other passerines. In *Eulampis*, where both sexes maintain feeding territories at least for several months of the year, males and females respond to almost any avian territory intruder with an "arc-display". However, on Dominica, Wolf & Wolf (1971) noted that this behaviour was directed only towards non-hummingbird intruders, while pendulum displays (phase D) were performed towards other hummingbird species. The sequence of interactions that follow the initial display indicates that antagonistic or sexual response is selected for by the species specific stimuli of the female intruding into a male's territory. In this light, the behaviour exhibited in phase B and C serve as keys to differentiate specific responses. The "arcing" would then act as a modified "fly at" behaviour. Then, depending on the response of the intruder, the territory owner decides whether to react antagonistically or sexually. These reactions are presumably irreversible (displacement behaviour), even when the partner does not continue to produce additional stimuli. In our laboratory birds, we often wit-

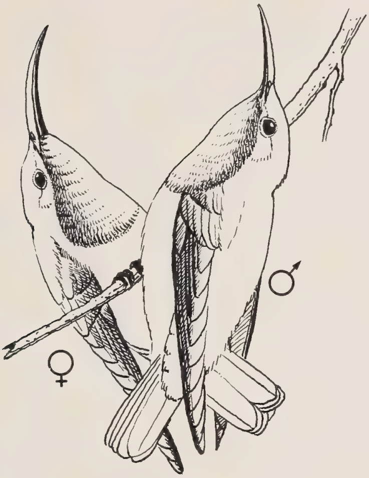


Fig. 2: Ventral mounting in a pair of *Eulampis jugularis*. Shaded areas represent iridescent parts of the plumage. Drawing: W. Hartwig.

nessed such distinct, canalized behaviour. Even when the female had left the perch at phase D, the male would continue to display in front of the place the female had been sitting and would finally copulate with the perch.

The function of calls or phrases of the poorly developed song in *Eulampis jugularis* have not been satisfactorily investigated. However, this is the case in almost all vocal behaviour communicaton in hummingbirds. In *Eulampis*, we recorded one type of "song" which was heard only from territorial males. This "song", which is unknown from females, was repeated up to 9 to 17 times from a preferred perch within the feeding territory (core area). However, females give calls similar, but more modulated in structure, to the terminal portion of the male song (Fig. 3), when chasing intruders from the feeding or nesting territories. The vocal repertoire in males and females may well be an acoustic signal, indicating an occupied feeding territory. During the first stages of display (A, B) the male "song" may act as an additional selective filter to sort out antagonistic or sexual responses. We observed males singing at intruders prior to "arc-display" and prior to chasing. Normally, intruding food competitiors of the hummingbirds reacted upon the "singing at" behaviour of the defender with "flying by". Thus, the territory owner could judge the next course of action.

We only observed dorsal mounting in 3, out of 19 cases, and ventral copulation seems to be the common position in *Eulampis*. Why such a mating behaviour is performed can only be a matter of speculation. Perhaps the reduction of the feet (including claws and toes) might serve as a partial explanation for ventral mating. In many bird species the feet play an important role in balance

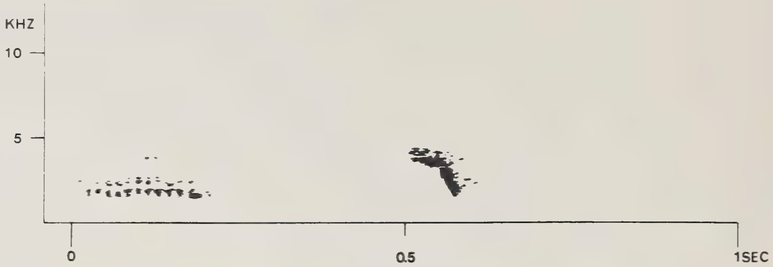


Fig. 3: Sound spectrograms of female vocalizations of *Eulampis jugularis.* This is the only but frequently heard series of calls in females. Each call sounds like a shrill whistle but is performed much louder than the "song" of the male. These low frequency calls can be heard by females and occasionally by males when chasing avian intruders from occupied territories. Tracings were made from original spectrograms recorded with a Uher 4000 Report L tape recorder and a Sennheiser microphone (model MD 421 N). Recordings were analyzed with a Kay Sonagraph Spectrum Analyzer with a wide-band pass filter.

and help the male's approach to the female when alighting dorsally. In hummingbirds the feet are often so small (except trochilids living at high altitudes) that they only serve for perching. In the large *Eulampis* ventral mounting might therefore be a more effective means of sperm transfer.

It is interesting to note that we recently observed ventral mounting in the large South American hummingbird *Topaza pella* (average body mass: 14.0 g, n = 6) kept in our aviaries. Based on morphology, Schuchmann (1980) suggested a close relationship between the Lesser Antillean *Eulampis* and the South American *Topaza.* Whether similar mounting behaviour of these two genera was achieved independantly or reflects a shared primitive condition warrants further study.

Acknowledgements

Our field work on Dominica and on St. Lucia was generously supported by the governmental forestry divisions. Special help was also received from Dr. J. Rickards and John Rickards (St. Lucia) as well as from members of the St. Lucia Naturalists' Society. W. Hartwig kindly provided the line-drawing and S. M. Goodman, Ann Arbor, Michigan, kindly commented on an earlier draft of our manuscript. Financial support was received from the Alexander Koenig-Stiftung, Bonn. We gratefully acknowledge the support of these people and institutions.

Summary

Eulampis jugularis is the largest hummingbird species in the guild of Lesser Antillean trochilids (average body mass: 8.7 g). The reproduction period of *Eulampis* falls into the months of January to July. While males occupy feeding territories year-round, females exhibit such a behaviour only during the non-breeding period. The courtship display in *Eulampis* can be divided into 5 main stages. A — A female intrudes into a male's territory (visual contact). B — When the female is accepted the pair performs "arc-display" with wings stretched from the body. C — Perch change flights by both sexes, allowing a close approach one another. D — Pendulum flight of the male in front of the female, exposing his purple-red gorget. E — Ventral mounting. Because of a pronounced reduction of the feet, ventral mounting in the large *Eulampis* might be a more effective means of sperm transfer. The South American hummingbird species *Topaza pella*, even larger than *Eulampis jugularis*, exhibits ventral mating as well. Besides these common behaviour patterns, they also share similar morphological characters. Thus, a common phylogenetic origin might be possible.

Zusammenfassung

Die Brutzeit von *Eulampis jugularis*, der größten Trochilidenart der Kleinen Antillen, fällt in die Monate Januar bis Juli. Nur die ♂ dieser Art besetzen das ganze Jahr über Nahrungsterritorien, die sie gegen intra- und interspezifische Konkurrenten verteidigen. Territoriale Verhaltensweisen zeigen dagegen ♀ nur außerhalb der Brutzeit. Trotz der geringen Unterschiede im Gefieder beider Geschlechter erlaubt die Schnabelform und -länge eine unmittelbare geschlechtsspezifsche Zuordnung im Freiland (♂ Schnabel gerade, Länge 24 mm, n = 12; ♀ Schnabel stark gekrümmt, Länge 30 mm, n = 7). Das Balzverhalten von *Eulampis jugularis* umfaßt 5 gut differenzierbare Phasen. A — ♀ dringt in das Territorium eines ♂ ein (visuelle Kontaktaufnahme). B — Wird das ♀ im Territorium geduldet, beginnt das ♂ sitzend Drehbewegungen mit dem Körper auszuführen, wobei die irisierend grünen Flügel ca. 25° bis 45° vom Körper abgewinkelt werden. C — Danach fliegen sie nacheinander in kurzen Intervallen auf und nähern sich einander durch gegenseitigen Standortwechsel. D — Sobald sich beide gegenübersitzen, beginnt das ♂ unmittelbar vor dem ♀ einen Pendelflug auszuführen , wobei es seinen purpurroten Brustlatz präsentiert. E — Daraufhin erfolgt in der Regel eine ventrale Kopulation.

Die beobachteten Schlüsselreize während der Balz von *Eulampis jugularis* werden agonistischen und geschlechtlichen Stimuli zugeordnet und in ihrer Eigenschaft als Filtermechanismen diskutiert.

Da bei dieser relativ großen Trochilidenart die Beine sehr stark verkürzt sind und somit nur wenig Halt bei einer dorsalen Vereinigung gewährleisten, ist vermutlich eine ventrale Kopula beim Spermientransfer günstiger. Eine ähnliche ventrale Kopulation konnte bisher nur noch bei der südamerikanischen Kolibriart *Topaza pella* beobachtet werden. Da *Topaza* und *Eulampis* darüber hinaus in einigen morphologischen Merkmalen übereinstimmen, liegt ein gemeinsamer stammesgeschichtlicher Ursprung beider Gattungen nahe.

References

Bond, J. (1941): Nidification of the birds of Dominica, B.W.I. — Auk 58: 364—375.
— (1961): Birds of the West Indies. — London.
Goodwin, D. (1982): Estrildid finches of the world. — Oxford.
Pitelka, F.A. (1942): Territoriality and related problems in North America hummingbirds. — Condor 44: 182—204.

Schuchmann, K.-L. (1977): Ethologische Beobachtungen über Nahrungsaufnahme, Reinigungs- und Komfortverhalten sowie Aggression und Balz des Granat-Kolibris (*Eulampis jugularis*). — Gerfaut 67: 45—52.
— (1980): Ökologie und Evolution der Trochilidenfauna auf den ozeanischen Inseln der Karibischen See. — Bonn. zool. Beitr. 31: 289—309.
Williamson, F.S.L. (1956): The molt and testis cycles of the Anna Hummingbird. — Condor 58: 342—366.
Wolf, L.L. (1975): "Prostitution" behavior in a tropical hummingbird. — Condor 77: 140—144.
— & F.R. Hainsworth (1971): Time and energy budgets of territorial hummingbirds. — Ecology 52: 980—988.
— & J.S. Wolf (1971): Nesting of the Purple-throated Carib Hummingbird. — Ibis 113: 306—315.

Addresses of authors: Bendenweg 11, D-5305 Alfter-Impekoven (G. S.-W.); Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1 (K.-L. S., address for reprint requests).

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Fledermäuse als Nahrung von Schlangen

von

BEAT SCHÄTTI

Zoologisches Museum der Universität Zürich

Im Zuge einer Untersuchung über die Schlangengattung *Coluber* hatte ich Gelegenheit, einige Arten aus den Beständen des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig in Bonn zu untersuchen. Mir lagen u.a. zwei *Coluber rhodorachis* (Jan, 1865) mit den Nummern ZFMK 8643—44 aus dem Petsh-Tal, Nuristan (Afghanistan), vor. Die im Magen des einen Tieres (ZFMK 8644) gefundene Fledermaus bestimmte Krapp (Bonn) als *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818). Mein Erstaunen war nicht gering, als ich bei der Sektion des zweiten *C. rhodorachis* eine weitere Fledermaus fand.¹)

Aellen (1959) führt keine *Nyctalus* sp. für Afghanistan an. Meyer-Oehme (1965) erwähnt einen *Nyctalus (?) leisleri montanus* aus der Provinz Paktia, gibt aber leider keine Schädelmaße an. Gaisler (1970) betrachtet *N. montanus* (Barrett-Hamilton, 1906) als valide Art neben *N. leisleri*. Neuhauser & DeBlase (1974) weisen für Afghanistan beide Arten nach. Das von mir gefundene Tier wurde nach den morphometrischen Angaben von Gaisler (1970) vermessen und ist einwandfrei *N. leisleri*.

Beide Schlangen, die zudem aus dem gleichen Fundgebiet stammen, hatten auf ihren Beutezügen Fledermäuse gefressen. Dieser Umstand veranlaßte mich zu der vorliegenden Arbeit, die als zusammenfassende Studie auf Grund der bekannten Literatur zu verstehen ist. Viele Autoren (nach 1950) wurden angefragt, ob sie nach ihren veröffentlichten Beobachtungen weitere ähnliche gemacht haben. Die meisten Antworten, für die ich mich an dieser Stelle bedanken möchte, waren negativ. Danken möchte ich an dieser Stelle u. a. auch den Herren Böhme und Hutterer (Bonn), Richard G. Zweifel (New York), Donald G. Broadley (Bulawayo), V. Aellen (Genf) und H.P. Stutz (Zürich), der die zweite afghanische Fledermaus bestimmte.

In den letzten Jahrzehnten standen die Fledermäuse und deren natürliche Feinde wegen der vermuteten Rolle als Überträger der Tollwut verstärkt im

---

¹) Die neuen afghanischen Belege von *Nyctalus leisleri* befinden sich in der Säugetiersammlung des Museums Alexander Koenig (ZFMK 74.222 und 83.11).

öffentlichen Interesse (Eads et al. 1955, 1957), doch zeigen neuere Ergebnisse (vgl. Tuttle & Kern 1981), daß Fledermäuse vergleichsweise unbedeutend und harmlos sind.

Große Fledermauskolonien, v. a. in den südlicheren Gebieten der Neuen Welt, erwecken bei Räubern ein erhöhtes Interesse, und die Zahl der in Frage kommenden Feinde ist erstaunlich groß (Constantine 1948, Gaisler 1979, u. a.). Am häufigsten werden in der Literatur Falken und Eulen genannt; eher außergewöhnlich muten die Beobachtungen bspw. beim Rennkuckuck (*Geococcyx californianus*, Wilks & Laughlin 1961, Herreid 1960) an. Eads et al. (1955, 1957) erwähnen bspw. Opossum, Skunk und Waschbär als häufige Besucher der Fledermausquartiere. Potentielle und für Säuger nicht alltägliche Feinde sind u. a. *Rana pipiens* (Amphibia, Anura; Kinsey 1961, Creel 1963, Barbour & Davis 1969), *Lepomis cyanellus* (Pisces, Perciformes; Jones & Hettler 1959) und *Heteropoda venatoria* (Arthropoda, Araneae; Bhattacharya 1941).

Daß Schlangen auf Fledermäuse Jagd machen, ist hinreichend bekannt. Die Mehrzahl der Beobachtungen betrifft nearktische und neotropische Arten, währenddem Meldungen aus der Paläarktis spärlich sind. Die Hinweise betreffen hauptsächlich Riesenschlangen und größere Nattern. Daneben finden sich auch Meldungen über eine Klapperschlange (*Crotalus horridus*, Uhler et al. 1939) und andere Grubenottern (*Agkistrodon contortrix*, Eads et al. 1957, Herreid 1961; *Bothrops schlegelii*, Groves 1961; *Bothrops atrox*, Villa & Lopez 1966). Die mit der Umfrage erreichten Gewährsleute betonen, daß es sich bei ihren Observationen um Zufallsbeobachtungen handelt; eine eingehende Studie, die den Einfluß von Schlangen auf Fledermauskolonien untersucht, gibt es nicht.

Hardy (1957) konnte in einer Höhle in der Umgebung von Trinidad (Kuba) 41 *Epicrates angulifer* von 4 bis 8 Fuß Länge beobachten. Von zwei untersuchten Tieren hatte das eine 3, das andere 9 *Phyllonycteris poeyi* gefressen. Lemke (1978) beobachtete in Kolumbien *Epicrates cenchria* bei der Jagd auf *Carollia perspicillata*. Villa & Lopez (1966) berichten von einer mexikanischen *Boa constrictor*, die im Begriffe war, einen *Desmodus rotundus* (echter Vampir) in dessen Schlafhöhle zu verschlingen. Thomas (1974) fand in einer nur vom Meer her zugänglichen Höhle auf der Insel Providencia (Kolumbien) 4 *Boa constrictor*. Die Tiere waren über Spalten und Felsvorsprünge zur Höhle vorgestoßen und ernährten sich von einer ca. 2000 Tiere zählenden Kolonie der fruchtfressenden *Artibeus jamaicensis*. In dieser und anderen Situationen mit kleinem Nahrungsspektrum machen die Fledermäuse sicher einen bedeutenden Teil der Diät aus.

Die in der Literatur am häufigsten genannten chiropterophagen Schlangenarten verfügen über ein gutes Klettervermögen. Neben den oben erwähnten Riesenschlangenarten, von denen alle Beobachtungen aus Höhlen stammen, trifft dies auch für die unter den nearktischen Arten an erster Stelle figurierenden Vertreter der Gattung *Elaphe* zu, allen voran die häufigen *E. obsoleta* (Silver 1928, Herreid 1961, Wiseman 1963, Barr & Norton 1965, Easterla 1967, Cary & Clawson 1981, Ridlehuber & Silvy 1981) und *E. guttata* (Hibbard 1934, Davis 1951, Twente 1955, Herreid 1961). Auch mindestens zwei asiatische Verwandte (*E. schrencki*, Jones 1960, und *E. climacophora*, Kuramoto et al. 1969) stellen Fledermäusen nach. Risse und Felsvorsprünge bieten genügend Halt, um an die Hangplätze der Beute zu gelangen. Lemke (1978) fand *Epicrates cenchria* in 2 m Höhe und Slater (1961) eine kleine Pythonart (*Liasis childreni*) 20 Fuß über dem Höhlenboden. Hibbard (1934), Twente (1955), Easterla (1967) und Barr & Norton (1965) beobachteten sowohl die Kornnatter (*Elaphe guttata*) als auch die Erdnatter (*E. obsoleta*) hoch über dem Höhlenboden. Carr (1940) berichtet von mehreren *E. quadrivittata*, die er in Deckenspalten und an Stalaktiten hängend fand. Broadley (in litt.) meldet eine afrikanische Hausschlange (*Lamprophis fuliginosus*), die in einer Höhle in Zimbabwe *Rhinolophus hildebrandti* verschlang.

Twente (1955) fand *E. guttata* sowohl im Sommer als auch im Winter in denselben Höhlen; die Kornnattern überwintern in den schmalen Rissen der Decken und Wände. Die Beobachtungen von Herreid (1934) und Barr & Norton (1965) erhärten diese Feststellung. Sie zeigen zudem, daß die Schlangen noch spät im Jahr Nahrung aufnehmen.

Unter gewissen Bedingungen bevorzugen Fledermäuse tief liegende Hangplätze gegenüber großen Hallen; hier können größere Schlangenarten ihre Beute ohne große Mühe förmlich im Schlaf pflücken (Twente 1955). Jungtiere, die während der ersten Lebenswochen herabfallen, bilden ebenfalls eine leichte Beute. Eine weitere Methode um der Fledermäuse habhaft zu werden besteht darin, an verengten Stellen innerhalb der Höhle oder am Ausgang derselben nach durchfliegenden Fledermäusen vorzuschnellen (Villa & Lopez 1966), wobei der Greifschwanz einen sicheren Halt in Unebenheiten der Höhlenwand gewährt. Die Einwohner der Umgebung von Baracoa (Kuba) berichten, daß *Epicrates angulifer* sich in den zu einer Höhle führenden Wurzeln festhalten und nach ausfliegenden Fledermäusen (*Phyllonyceris poeyi*) schnappen (Miller 1904, nach den Notizen von W. Palmer). Krutzsch (1944) fand in einer Felsspalte eine *Trimorphodon vandenburghi*, die eine dort lebende Bulldoggfledermaus (*Tadarida femorosacca*) verschlungen hatte. Kuramoto et al. (1969) berichten von einer *Elaphe climacophora*, die auf dem Sims einer für Schutzzwecke angebrachten Türe am Eingang zu einer Höhle den durch eine schmale Öffnung fliegenden *Rhinolophus cornutus* erfolgreich auflauerte. Galen & Bohn (1979) beobachteten eine 75 cm lange Bullennatter (*Pituophis melanoleucus*), die eben am Eingang zu einer schmalen Höhle im Begriffe war, ein Jungtier von *Plecotus townsendi* zu verschlingen.

Hardy (1957) sah *Epicrates angulifer* am Nachmittag nur selten, beim Eindämmern hingegen waren sie aktiv (vgl. auch Miller 1904). Die an den Hangplätzen jagenden Arten sind dagegen vermehrt tagsüber aktiv. Lemke (1978) und Barr & Norton (1965) trafen die Schlangen in teilweiser resp. beinahe vollständiger Dunkelheit an; die Berichte von Mankins et al. (1965) und Easterla (1967) zeigen, daß zum mindesten gewisse Arten auch in der aphotischen Zone erfolgreich zu jagen vermögen.

Einige Schlangenarten jagen vor und um Höhlen mit großen Chiropterenbeständen. Herreid (1961) beobachtete in Zentral-Texas u. a. 12 *Masticophis flagellum testaceus* und vier *M. taeniatus ornatus* beim Verschlingen von Fledermäusen, die sie hauptsächlich auf dem Boden erbeutet hatten. Auch im Tiefflug wurden sie zum Teil Opfer der Schlangen. Zwischen Felsen am Eingang einer Höhle beobachteten Eads et al. (1957) an einem Tag vier Exemplare von *M. flagellum*, weitere wurden in den umgebenden Felsen gesichtet und lagen offensichtlich auf der Lauer nach Bulldoggfledermäusen. Wiederholt beobachteten die Autoren, wie größere Schlangen freigelassene und auf den Boden gefallene Fledermäuse verschlangen, ohne sich dabei von den anwesenden Forschern stören zu lassen. Auch mehrere in einem Glas aufbewahrte Tiere erregten die Aufmerksamkeit der Peitschennattern. Die außerhalb der Höhle jagenden Arten werden ihrer Beute mittels ihres optischen Sinns habhaft, ungeachtet der Beobachtung von Herreid (1961), der mit Hilfe eines undurchsichtigen Behälters, der Fledermäuse enthielt, mehrmals Schlangen aus ihren Verstecken lockte.

Zu den vornehmlich auf visuelle Reize reagierenden Räubern gehören neben den erwähnten *Masticophis* spp. auch jene der verwandten Gattung *Coluber*, in deren Reihen sich einige recht große und opportunistisch jagende Formen finden. Minton (1966) fand im Magen von *C. ventromaculatus*, einer nahen Verwandten von *C. rhodorachis*, zwei nicht näher bestimmte Fledermäuse. Allen (1940, p. 288) zitiert einen Gewährsmann, der im Magen einer „black snake" (*C. constrictor*) aus Pennsylvania eine Fledermaus fand. McIntosh & Gregory (1976) beobachteten einen subadulten *C. constrictor mormon* beim Verschlingen einer *Myotis evotis*. Wall (fide Pope 1935) erwähnt Fledermäuse als Nahrung von *Ptyas mucosus*.

Neben Höhlen und Grotten bieten auch die Quartiere von baum- und gebäudebewohnenden Fledermausarten z.T. lohnende Jagdgebiete. In wärmeren Regionen leben an derartigen Stellen häufig auch Schlangen. Die bereits erwähnten nordamerikanischen *Elaphe* spp. leben häufig in der Umgebung oder innerhalb menschlicher Siedlungen und ernähren sich auch hier von Fledermäusen (Campbell 1925, Silver 1928, Wiseman 1963). Woodward erhielt eine nachtaktive opisthoglyphe Baumschlange (*Boiga pulverulenta*) aus der Umgebung von Ibadan (Nigeria), die eine Fledermaus gefressen hatte. Von einer verwandten Art (*B. blandingii*) berichtet Jones (1961); ein Exemplar von 6 Fuß Länge hatte neben einer *Agama agama* auch noch "about eight" *Eptesicus tenuipennis* und *Tadarida* sp. im Magen. Derselbe Autor verweist auf einen weiteren Fund bei der gleichen Art. Morrison (in litt.) berichtet von einem Hühnerfresser (*Spilotes pullatus*), der mehrere *Artibeus jamaicensis* erbeutet hatte; der Eingang zu ihrem Quartier in einer Feigenbaumart (*Ficus yoponensis*) lag in 13 m Höhe. Eine afrikanische opisthoglyphe Baumschlange (*Thelotornis capensis*) erbrach eine *Pipi-*

strellus nanus (Broadley 1982). Auch *Telescopus semiannulatus* frißt Fledermäuse (Vesey-Fitzgerald 1958). Steyn (1964) berichtet von einer Riesenschlange (*Python sebae*), die auf einen Flughund (*Epomophorus*) erfolgreich Jagd machte. Diese Megachiropteren hängen tagsüber in den höheren Ästen der Jacaranda-Bäume. Loveridge (fide Allen 1940) fand eine busch- und baumbewohnende *Lavis frons* im Magen einer schwarzen Mamba (*Dendroaspis polylepis*). Diese große Giftschlange dürfte auf ihren Streifzügen in Baumhöhlen öfter auf Fledermäuse treffen und diese nicht verschmähen.

Fowler (1947) hielt *Elaphe guttata* und *E. obsoleta* in Gefangenschaft, die neben Vögeln auch ohne Zögern Fledermäuse (*Eptesicus fuscus* und *Pipistrellus subflavus*) annahmen; die Beute wurde vor dem Verzehren umschlungen, und der Autor vermutet, daß diese Tiere in Freiheit regelmäßig Jagd auf Fledermäuse machen. Eine zentralamerikanische baumbewohnende Grubenotter (*Bothrops schlegelii*), die mit einer Bananensendung vermutlich aus Honduras kam, erbrach eine kleine Blattnasenart (*Glossophaga soricina*); in Gefangenschaft wurden neben Vögeln und Echsen auch *Lasiurus borealis* angeboten, doch verweigerte die Schlange jegliche Nahrungsaufnahme (Groves 1961). Villa & Lopez (1966) fanden in einer Grotte in Tamaulipas (Mexiko) zwei *Elaphe flavirufa*. Die Tiere wiesen im Nacken Verletzungen auf, die von den Vampiren (*Desmodus rotundus*) herrührten, die hier ihr Quartier hatten. Eines der beiden Tiere wurde lebend gehalten; es verweigerte während der ersten sechs Monate die Annahme des gereichten Futters. Als es aber einmal entfliehen konnte, verschlang es ein Stopfpräparat eines Vampirs. Hibbard (1934) und Twente (1955) beobachteten, daß *Elaphe guttata* wohl *Myotis velifer* erbeuteten, aber die in der gleichen Höhle lebenden *Tadarida brasiliensis* unbehelligt ließen. Art, Lage und Beschaffenheit der Quartiere einerseits und Größe, Mobilität und Jagdtechnik der Schlange andererseits entscheiden darüber, welche Fledermausarten gefressen werden.

Silver (1928) führt einen deutlichen Bestandesrückgang bei *Eptesicus fuscus* auf die Anwesenheit von Erdnattern (*Elaphe obsoleta*) zurück. Campbell (1925, zitiert in Eads et al. 1955) berichtet von einer „chicken snake" (*E. quadrivittata*), die in einer Scheune 14 Fledermäuse verschlang. Twente (1955) hält es für möglich, daß in einigen Gebieten von Kansas und Oklahoma die Kornnatter (*E. guttata*) zu den gefährlichsten Feinden von Fledermauskolonien gehört. Kuramoto et al. (1969) vermuten gar, daß Schlangen (*E. climacopora*) zu den entscheidenden Kontrollfaktoren gehören, welche die Populationsdichte regulieren. Dagegen glaubt Herreid (1961), daß der Einfluß von Schlangen auf die von ihm untersuchten Fledermauskolonien in Zentral-Texas sehr gering ist. Die einzelnen Autoren sind sich somit der Bedeutung, die Räuber und insbesondere Schlangen für Fledermauskolonien haben, keineswegs einig. Die Beobachtungen von Hardy (1957), Herreid (1961) und Thomas (1974) zeigen aber klar, daß Fledermäuse durchaus ins alltägliche Nahrungsspektrum gehören können. In Gefangenschaft gehaltene Gabunvipern (*Bitis gabonica*) fraßen nach Broadley (in litt.) ohne Zögern *Epomophorus wahlbergii*. Wenngleich diese Beute sicherlich nicht zum natürlichen Futter der untersetzten Viper gehört, so wird die Liste jener Schlangenarten, die gelegentlich oder regelmäßig Fledermäuse erbeuten, durch zukünftige Beobachtungen ohne Zweifel noch um viele Arten reicher werden.

Zusammenfassung

Ein weiterer Nachweis von *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818) aus Afghanistan wird durch ein Tier aus dem Magen einer Schlange (*Coluber rhodorachis*) belegt. Ein Studium der Literatur zeigt, daß Chiropterophagie, wenngleich nicht alltäglich, so doch für gewisse Populationen von Schlangenarten nicht ungewöhnlich ist. Die Mehrzahl der Beobachtungen betrifft Riesenschlangen und größere kletternde Nattern.

Nicht nur Höhlen mit riesigen Fledermauskolonien sind für potentielle Räuber von Interesse; auch bei Arten, die in weit kleineren Gruppen und in andersartigen Quartieren zusammenleben, haben Schlangen ausreichend Erfolg. Unter bestimmten Voraussetzungen können Fledermäuse einen bedeutenden Anteil des Nahrungsspektrums ausmachen. Entsprechend den verschiedenen Quartiertypen von Fledermäusen besitzen Schlangen verschiedene Jagdtechniken und sind in der Lage, auch in vollkommener Dunkelheit zu jagen.

Summary

A further record of *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1818) from Afghanistan is verified by a specimen from the stomach of a snake (*Coluber rhodorachis*). A study of the literature on snakes preying on bats makes it clear that chiropterophagy seems not to be uncommon for some populations of various snake species. Most of the observations concern giant snakes and larger climbing colubrid species.

Not only caves with large bat populations attract the interest of potential predators; snakes seem to be equally successful in hunting bat species which live together in small groups and different types of roosting places. Under favorable conditions a snake's diet can largely consist of bats. According to the type of roosting place snakes use various hunting techniques and are even capable of capturing their prey in total darkness.

Literatur

Aellen, V. (1959): Contribution à l'étude de la faune d'Afghanistan. 9. Chiroptères. — Rev. suisse Zool. 66 (21): 353—386, fig.

Allen, G.M. (1940): Bats. — Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

Barbour, R.W., & W.H. Davis (1969): Bats of America. — Univ. Press Kentucky, Lexington, 286 pp.

Barbour, T., & C.T. Ramsden (1919): The herpetology of Cuba. — Mem. Mus. comp. Zool. 47 (2): 72—213, 15 pls.

Barr, T.C., Jr., & R.M. Norton (1965): Predation on cave bats by the pilot black snake. — J. Mammal. 46 (4): 672.

Bhattacharya, G.C. (1941): *Heteropoda venatoria* preying on a pipistrelle bat. — Curr. Sci. 10 (3): 183.

Broadley, D.G. (1982): Predation on termites by African Caenophidian snakes. — J. herp. Assoc. Africa 27: 8.

Collins, J.T. (1974): Amphibians and reptiles in Kansas. — Univ. Kansas Mus. nat. Hist. Pub. Ed. Ser. 1: 1—283.

Campbell, C.A.R. (1925): Bats, mosquitoes and dollars. — Stratford Co., Boston, 262 pp.

Carr, A.F., Jr. (1940): A contribution to the herpetology of Florida. — Univ. Fla. Publ., biol. Sci. Ser., 3 (1): 1—118.

Cary, D.L., & R.L. Clawson (1981): An observation of snake predation on a bat. — Trans. Kansas Acad. Sci. 84 (4): 223—224.

Constantine, D.G. (1948): Great bat colonies attract predators. — Bull. nat. Speleol. Soc. 10: 100.

Creel, G.C. (1963): Bats as a food item of *Rana pipiens*. — Texas J. Sci. 15: 104—106, fig.

Davis, W.B. (1951): Bat, *Molossus nigricans*, eaten by the rat snake, *Elaphe laeta*. — J. Mammal. 32: 219.

Eads, R.B., J.S. Wiseman, J.E. Grimes & G.C. Menzies (1955): Wildlife rabies in Texas. A preliminary report. — Publ. Health Reports 70 (10): 995—1000, photos.

—, — & G.C. Menzies (1957): Observations concerning the Mexican free-tailed bat, *Tadarida mexicana*, in Texas. — Texas J. Sci. 9: 227—242, 4 figs., 1 tb.

Easterla, D.A. (1967): Black rat snake preys upon gray *Myotis* and winter observations of red bats. — Amer. Midl. Nat. 77 (2): 527—528.

Fitzsimons, V. (1965): Rare diet for python. — Afr. Wild Life 19 (1): 80.

Fowler, J.A. (1947): Snakes eating bats. — Copeia 1947 (3): 210.

Galen, C., & C. Bohn (1979): Gopher snake preys on western big-eared bat. — Murrelet 60 (1): 27—28.

Gaisler, J. (1970): The bats (Chiroptera) collected in Afghanistan by the Czechoslovak expedition of 1965—67. — Acta Sc. nat. Brno 4 (6): 1—56.

— (1979): Ecology of bats. — In: Stoddard, D.M. (ed.): Ecology of small mammals, 281—342. Chapman & Hall, London.

Groves, F. (1961 [1962]): A feeding record of the palm viper, *Bothrops schlegelli*. — Herpetologica 17 (4): 277.

Hardy, J.D., Jr. (1957): Bat predation by the Cuban Boa, *Epicrates angulifer* Bibron. — Copeia 1957 (2): 151—152.

Herreid, C.F., II (1960): Roadrunner a predator of bats. — Condor 62: 67.

— (1961 [1962]): Snakes as predators of bats. — Herpetologica 17 (4): 271—272.

Hibbard, C.W. (1934): Notes on some cave bats of Kansas. — Trans. Kansas Acad. Sci. 37: 235—238.

Jones, J.K. (1960): The least tube-nosed bat in Korea. — J. Mammal. 41: 265.

Jones, R.S., & W.F. Hettler (1959): Bat feeding by green sunfish. — Texas J. Sci. 11 (1): 48.

Jones, T. (1961): Notes on bat-eating snakes. — Niger. Field 26 (2): 69—70.

Kinsey, C. (1961): Leopard frog attacks bat. — J. Mammal. 42 (3): 408.

Krutzsch, P.H. (1944): Californian lyre snake feeding on the pocketed bat. — J. Mammal. 25 (4): 410—411.

— (1955): Observations on the Mexican free-tailed bat, *Tadarida mexicana*. — J. Mammal. 36 (2): 236—242.

Kuramoto, T., T.A. Uchida & H. Nakamura (1969): Weasel and rat snake as predators on bats. — Bull. Akiyoshi-dai Sci. Mus. 6: 27—33.

Lemke, T.O. (1978): Predation upon bats by *Epicrates cenchris cenchris* in Colombia. — Herp. Rev. 9 (2): 47.

Mankins, J.V., J.R. Meyer & G. Jarrell (1965): Rat snake preys on bat in total darkness. — J. Mammal. 46 (3): 496.

McIntosh, A.G.D., & P.T. Gregory (1976): Predation on a bat by a western yellow-bellied racer. — Canadian Field-Nat. 90 (1): 73.

Meyer-Oehme, D. (1965): Die Säugetiere Afghanistans (Teil III). Chiroptera. — Science (Kabul), spec. ed., 42—58, 9 Abb.

Miller, G.S., Jr. (1904): Notes on the bats collected by William Palmer in Cuba. — Proc. U.S. nat. Mus. 27 (1359): 337—348, pl. IX.

Minton, S.A. (1966): A contribution to the herpetology of West Pakistan. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 134 (2): 31—184, 12 figs., 26 pls.

Neuhauser, H.N., & A.F. DeBlase (1974): Notes on bats (Chiroptera: Vespertilionidae) new to the faunal list of Afghanistan and Iran. — Field. Zool. 62 (5): 85—96, fig.

Pearson, O.P., M.R. Koford & A.K. Pearson (1952): Reproduction of the lump-nosed bat (*Corynorhinus rafinesquei*) in California. — J. Mammal. 33 (3): 273—320.

Pope, C.H. (1935): The reptiles of China. — Amer. Mus. nat. Hist., New York, lii + 604 pp., 78 text-figs., 27 pls.

Ridlehuber, K.T., & N.J. Silvy (1981): Texas rat snake feeds on Mexican freetail bat and wood duck eggs. — Southwest. Nat. 26 (1): 70—71.

Silver, J. (1928): Pilot black-snake feeding on the big brown bat. — J. Mammal. 9 (2): 149.

Slater, P. (1961): Children's python preying on free-tailed bat. — West. Austr. Nat. 8: 50.

Stager, K.E. (1942): The cave bat as the food of the California lyre snake. — J. Mammal. 23 (1): 92.

Steyn, P. (1964): Python eats fruit bat. — Afr. Wild Life 18: 257, photo.

Thomas, M.E. (1974): Bats as a food source for *Boa constrictor*. — J. Herp. 8 (2): 188.

Tuttle, M.D., & S.J. Kern (1981): Bats and public health. — Contr. Biol. Geol. Milw. publ. Mus. 48: 11 pp.

Twente, J.W., Jr. (1955): Aspects of a population study of cavern-dwelling bats. — J. Mammal. 36 (3): 379—390, 2 figs., tb.

Uhler, F.M., C. Cottam & T.E. Clarke (1939): Food of snakes of the George Washington National Forest, Virginia. — Trans. 4th amer. Wildl. Conf., amer. Wildlife Inst., Washington 1939: 605—632.

Vesey-Fitzgerald, D.F. (1958): The snakes of Northern Rhodesia and the Tanganyika borderlands. — Proc. Trans. Rhod. sci. Assoc. 46: 19 figs., 28 photos.

Villa, B., & W. Lopez (1966): Cinco casos de depredacion de pequeños vertebrados en murcielagos de Mexico. — An. Inst. Biol. Univ. Mex. 37: 187—193.

Wilks, B.J., & H.E. Laughlin (1961): Roadrunner preys on a bat. — J. Mammal. 42 (1): 98.

Wiseman, J.S. (1963): Predation by the Texas rat snake on the hoary bat. — J. Mammal. 44 (4): 581.

Woodward, S.F. (1960): A bat-eating snake. — Niger. Field 25 (4): 172—174, photo.

Anschrift des Verfassers: Beat Schätti, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Wissenschaftliche Abteilung Universität-Irchel, Winterthurerstraße 190, CH-8057 Zürich.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Der Biotop von *Rivulus luelingi* Seegers, 1984 (Pisces, Rivulinae) südwestlich von Joinville (Santa Catarina)

Ergebnisse der Südostbrasilien-Expeditionen Dr. K.H. Lüling 1980 und 1982

von

KARL HEINZ LÜLLING†

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Auf zwei Reisen, die ich vom 6. September bis zum 26. Oktober 1980 und vom 5. Oktober bis zum 24. Dezember 1982 zum Studium der Fischfauna in Gewässern Südostbrasiliens und ihrer Ökologie unternahm, kam ich in die Umgebung der Stadt Joinville (Bundesstaat Santa Catarina, ca. 42°5'W 26°3'S) (Abb. 1). In der dem Küstengebirge (Serra do Mar) vorgelagerten Ebene fischte ich mit einem engmaschigen Zweimann-Zugnetz in verschiedenen Bächen und Flüssen etwa 13—35 km nördlich und 17—18 km südwestlich der Stadt und erbeutete dabei zahlreiche Fischarten, worüber an anderer Stelle berichtet werden soll.

Beim Befahren des Geländes mit zwei deutschen Landsleuten aus Joinville entdeckten wir am 10. Oktober 1980 eine Wassersenke mit absolut stehendem Wasser, in der ich das Vorkommen einer *Rivulus*- oder *Cynolebias*-Art vermutete. Schon beim ersten Kescherzug fingen wir mehrere Exemplare einer neuen *Rivulus*-Art, die inzwischen von Seegers (1984) als *Rivulus luelingi* beschrieben worden ist. Über den Lebensraum dieser Art sollen im folgenden nähere Angaben gemacht werden.

Vertreter der mit *Rivulus* sehr nahe verwandten Gattung *Cynolebias* habe ich in Mittelargentinien und Osturuguay an mehreren Stellen im Flachland gefunden und ihre sehr ähnlichen Biotope beschrieben (Lüling 1973, 1977, 1979, 1980, 1982 a und b).

Die Mittel für die Reise und die Forschungen in Südostbrasilien 1980 erhielt ich von der Minna-James-Heinemann-Stiftung (Hannover), der Richard-Winter-Stiftung (Bergisch-Gladbach) und Herrn Senator Prof. Dr. Burda (Offenbach). Die Aufenthaltskosten für 1982 in Südostbrasilien trug die Richard-Winter-Stiftung; die Reisekosten in jenem Jahr mit einem Frachtpassagierschiff bis zur südamerikanischen Ostküste und zurück bestritt ich selber. Den Persönlichkeiten und den Stiftungsvorständen, die mir finanziell halfen, sei verbindlich gedankt.

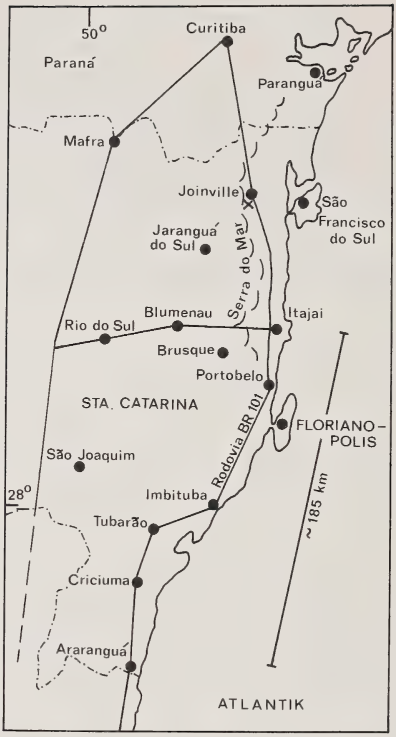

50°
Curitiba
Paraná
Paranguá
Mafra
Joinville
X
São Francisco do Sul
Jaranguá do Sul
Serra do Mar
Blumenau
Itajai
Rio do Sul
Brusque
Portobelo
STA. CATARINA
Rodovia BR 101
FLORIANO-POLIS
São Joaquim
~ 185 km
28°
Imbituba
Tubarão
Criciuma
Ararangua
ATLANTIK

Abb. 1: Der südostbrasilianische Bundesstaat Santa Catarina mit der Ortschaft Joinville. Südwestlich dieser Stadt befindet sich der Biotop von *Rivulus luelingi* (X).

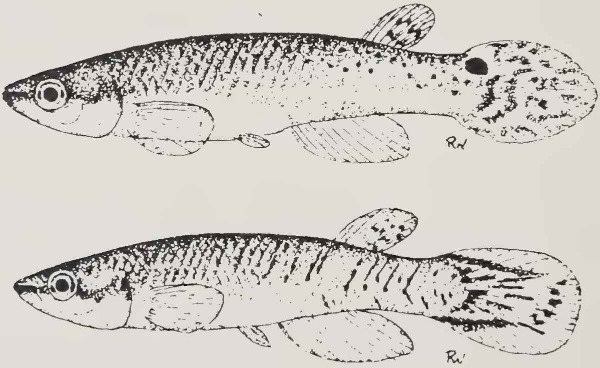


Abb. 2: Weibchen (oben) und Männchen von *Rivulus luelingi* Seegers, 1984. Gezeichnet von R. Wildekamp nach konservierten Exemplaren.

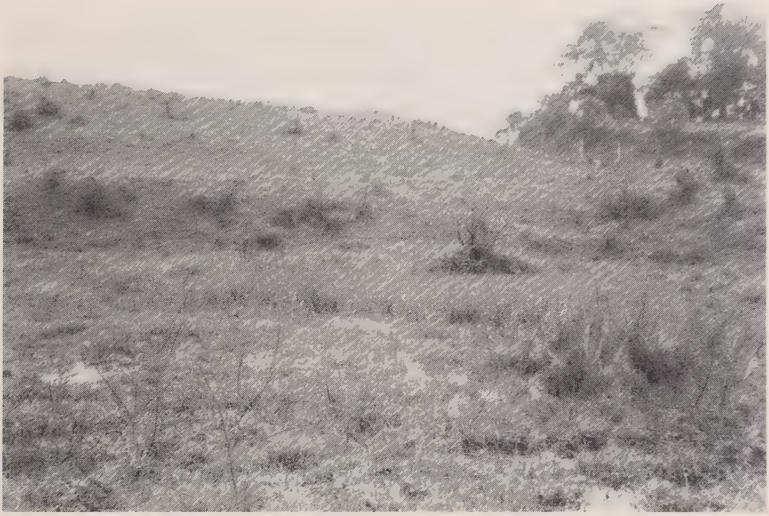


Abb. 3: Die grasdurchwucherte Regenwassersenke, Biotop von *Rivulus luelingi*, Ende September 1980. An vielen Stellen ist deutlich das opale, in einigen Bereichen auch graugelbliche Flachwasser zu sehen.

Der Biotop von *Rivulus luelingi*

Morphologie, Flora und Begleitfauna

Die wannenförmige, grasdurchwucherte Wiesensenke (Abb. 3) in der Nähe der Hänge der Serra do Mar liegt zwar vollständig in der Küstenebene, aber nur 10—15 km von den östlichsten Gebirgsausläufern und Gebirgshängen entfernt. Sie hat an der breitesten Stelle eine Ausdehnung von 50—55 Metern und liegt auf sandig-tonigem Untergrund unmittelbar am Fuß einer etwa 250—300 m langen und 50—60 m hoch aufgebuckelten, grasbewachsenen Bodenerhebung. Der Wiesenhang hat keinen natürlichen oder künstlich angelegten Wassergraben. Bei heftigem Regen sickert das Wasser vom Wiesenhang her, zum großen Teil oberflächlich, d. h. ohne ausgedehnte Bodenfilterung, in die Senke ein. Die Wassertiefe betrug zur Beobachtungszeit an den meisten Stellen nur 30—35 cm, an der tiefsten Stelle im Zentrum der Senke etwas über 40 cm. In beiden Jahren war ein normaler Witterungsverlauf vorausgegangen.

Das Wasser der Senke ist leicht opal, stellenweise aber auch leicht grau gelblich. Wegen des üppig wuchernden hygrophilen Grasbewuchses gibt es im *Rivulus*-Biotop nur wenige, kaum ausgedehnte freie Wasseroberflächen. Nur diese Stellen unterliegen vornehmlich in der warmen Jahreszeit (Dezember, Januar, Februar; auch Anfang Oktober 1980 betrug die Lufttemperatur an wolkenarmen Tagen mittags schon 27—29° C) voll einer starken Aufheizung des Oberflächenwassers durch die Sonne. Es gibt an der Senke keinen Schattenschutz durch breitgefächerte Bäume. Dem stark erwärmten Oberflächenwasser der freien Stellen können die Fische leicht in die benachbarten bedeckten Bereiche oder in das Pflanzengewirr am Gewässerboden ausweichen. Dies dürfte für die Lebensdauer der Tiere wichtig sein, denn wir wissen aus aquaristischen Erfahrungen, daß die kurzlebigen Rivuliden, die *Cynolebias*-Arten und ihre Verwandten, bei relativ niedrig gehaltenen Wassertemperaturen langsamer wachsen und eine längere Lebensdauer besitzen.

Zwischen dem wuchernden Gras gedeiht *Nymphoides* spec., die ihre teichrosenähnlichen, aber relativ kleinen Schwimmblätter, Anfang Oktober auch ihre gelben Blüten, auf dem Wasserspiegel ausbreitet. Auf die Schwimmblätter werden sich die *Rivulus luelingi*, dem im Aquarium zu beobachtenden Gattungsverhalten gemäß, oft legen, wenn die Blätter bei bewölktem Himmel beschattet sind. Außerden beobachtete ich Ende Oktober 1982 kleine Bezirke von *Azolla* spec., wahrscheinlich *A. filicoides*, die dort die Wasseroberfläche abdecken. Hier und da sieht man eine derbe distelartige Pflanze im Wasser stehen (Abb. 3).

In einem stark verkrauteten Abflußgraben nur wenige Kilometer von der Wiesensenke entfernt (Abb. 4) fing ich 1980 einen einzigen *Rivulus luelingi.* In diesem Graben wurde darauf in beiden Jahren sehr intensiv gekeschert, aber kein weiteres Exemplar erbeutet.

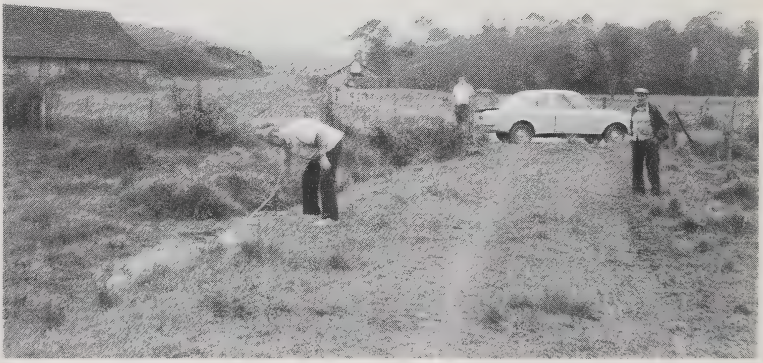


Abb. 4: Stark verkrauteter Entwässerungsgraben zwischen Reisfeldern, in dem ein einzelnes Exemplar von *Rivulus luelingi* gefangen wurde.

Der einzige Begleitfisch in der Wiesensenke ist der ovovivipare bzw. vivipare Poeciliide *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel, 1868), der sich, wie ich feststellte, in schwacher Individuenzahl nur zeitweilig in der Senke aufhält. 1980 fing ich ihn dort in einer kleinen Serie, 1982 kein einziges Exemplar.

Das eine der beiden Seitenufer der wannenförmigen Senke, an der etwas abfallenden Seite, stößt unmittelbar an eine Schotterstraße. Wir konnten dort keinen „geformten" (d. h. graben- oder rinnsalartigen) Abfluß aus der Senke feststellen. Es ist aber durchaus möglich, daß an Tagen höchster Wasserstände die Senke durch mehrere sich momentan bildende Rinnsale über die Schotterstraße hinweg überfließt. Dieses Wasser sickert in das sich anschließende Wiesengelände, wo es in einen künstlich angelegten Entwässerungsgraben gelangt und in den Rio Dada bzw. in den Rio Pirai abfließen kann.

Die 1980 in der Wiesensenke festgestellten *Phalloceros caudimaculatus* müssen auf umgekehrtem Wege bei höchstem Wasserstand dorthin gelangt sein. Sollte die Senke in sehr niederschlagsarmen Wochen weitgehend austrocknen, werden sie dort restlos vernichtet.

In den Dränagegräben und Bächen der nächsten Umgebung wurde unter anderen Fischen auch der kleine Wels *Callichthys callichthys* (Linné, 1758) gefangen, wenn auch nur wenige Tiere; in der Wiesensenke an den Beobachtungstagen allerdings nicht. Da er in feuchten Nächten, gestützt auf die verstärkten ersten Brustflossenstrahlen, ein Stück über tau- und regennassen Boden kriechen kann, ist er in der Lage, die Senke wenigstens zeitweilig aufzusuchen und bei Austrocknungsgefahr auch wieder zu verlassen. Ich habe mehrfach im Aqua-Terrarium gesehen, daß diese stark gepanzerte Fischart ein sehr feines Empfinden für ein Fallen des Wassers besitzt.

Die hydrochemischen Verhältnisse

In beiden Jahren wurde aus dem Biotop von *Rivulus luelingi* eine Wasserprobe für eine chemische Vollanalyse entnommen. Die instabilen Faktoren wurden 1980 an Ort und Stelle geprüft. Die Wasserproben konnten die ganze Zeit bis zur Untersuchung im Kühlschrank aufbewahrt werden und wurden sofort nach der Rückkehr von den Reisen in der Wasseruntersuchungsstelle des Hygiene-Instituts der Universität Bonn (Direktor: Prof. Dr. E. Thofern) geprüft. Die Ergebnisse sind im folgenden wiedergegeben.

Entnahmedatum	10. X. 1980	25. X. 1982
Durchsichtigkeit	schwach opal	leicht opal
Farbe	schwach grau gelb	gelb
Bodensatz	graubraun flockig	wenig flockig, braun
Geruch	leicht erdig	aromatisch
Nitrat-Ion (NO_3^-)	0,9 mg/l	2,2 mg/l
Nitrit-Ion (NO_2^-)	Spuren	0,02 mg/l
an Ort und Stelle	0,0—0,01 mg/l	
Ammonium-Ion (NH_4^+)	Spuren	0,1 mg/l

Phosphat-Ion (PO_4^{---})	0,0 mg/l	0,1 mg/l
Chlorid-Ion (Cl^-)	10,6 mg/l	5,7 mg/l
Oxydierbarkeit — $KMnO_4$-Verbrauch	15,2 mg/l	35,4 mg/l
Elektrische Leitfähigkeit	17,4 μS	16μS
pH-Wert	6,3	5,4
an Ort und Stelle	5,7–5,8	
(M-)Alkalität	0,4 ml n HCl/l	0,2 ml n HCl/l
Karbonathärte	1,1 °d	0,6 °d
an Ort und Stelle	1,5 °d	
Nichtkarbonathärte	0,0 °d	0,5 °d
Gesamthärte	1,1 °d	1,1 °d
an Ort und Stelle	$<$ 1,0 °d (undeutlich)	
Eisen-Ion (Fe^{++})	0,7 mg/l	4,0 mg/l
Mangan-Ion (Mn^{++})	0,0 mg/l	

Die beiden Analysen zeigen übereinstimmend ein schwach saures bis saures, mineralienarmes Wasser mit geringer Leitfähigkeit und geringem Nährstoffgehalt an. Sie bestätigen, daß es sich um ein reines Regenwasser handelt. Es ist zwar nicht auszuschließen, daß das wenige Vieh, das an der Senke vorbeigetrieben wird, ganz gelegentlich seitlich an die Senke ausbricht und dort uriniert und kotet. Das würde eine schwache, sehr begrenzte Eutrophierung bedeuten, die aber schnell wieder abklingt.

Diskussion

Wie in meiner Veröffentlichung über *Rivulus beniensis* Myers, 1927, aus Ostperu (Lüling 1971), erhebt sich auch hier die Frage, ob die (meisten) *Rivulus*-Arten, je nach ihren Biotopen, echte Saisonfische seien, d. h. Fische, die in temporären Gewässern lebend (ökologische Nische) innerhalb eines Jahres einem regelmäßigen Wechsel zwischen Austrockung und Wasserbespannung unterworfen und daran voll angepaßt sind.

Die Vertreter der Gattung *Cynolebias* und Verwandte sind dies gewiß: die Eier überdauern in Diapause, am oder im Gewässerboden ruhend, die ganze Trockenzeit; die Larven schlüpfen bei der neuen Wasserbespannung zu Beginn der Regenzeit aus. Die Jungfische wachsen extrem schnell heran, und die adulten Individuen legen während dieser Zeit der Wasserbespannung ihre Eier an den Gewässerboden. Die Eierzahl und die Schlupfrate der Eier nach ihrer Liegezeit im Trockenen (während der sie durch nächtlichen Tau immer wieder leicht angefeuchtet wurden) ist so hoch — und das ist das Wesentliche —, daß sich zu Beginn der neuen Wasserbespannung schnell eine neue, starke (d. h. zumindest bestandserhaltende) Population im temporären wasserführenden Biotop aufbauen kann und auch regelmäßig aufbaut. Die adulten Tiere bleiben bei Beginn der Austrocknung an Ort und Stelle. Sie wandern nicht ab — und das ist ebenfalls ein wesentlicher Punkt der Anpassung —, auch wenn sie dies durch offene oder versteckte Abflußgäben könnten. Sie gehen somit „an Ort und Stelle" restlos zugrunde.

Am Biotop von *Rivulus luelingi* haben wir 1980 wie auch 1982 keinen natürlichen oder künstlich angelegten Ausfluß feststellen können. Dies schließt zwar nicht aus, daß ein äußerst versteckter doch vorhanden sein könnte, ich halte es aber für sehr unwahrscheinlich, denn meine Begehung des Geländes war 1982 sehr gründlich. Meine Annahme wird dadurch gestützt, daß außer wenigen *Phalloceros caudimaculatus* im Jahre 1980 keine weiteren Begleitfische in der Wiesensenke gefunden wurden, auch nicht aus der artenreichen Schwarmfischfamilie der Characidae, deren Arten meist sehr agil in großen Gesellschaften weit umherziehen.

Der Besitzer des Geländes sagte uns 1982, daß die Senke einige Wochen zuvor ausgetrocknet gewesen sei. An der Aufrichtigkeit dieser Aussage ist nicht zu zweifeln, es ist aber natürlich möglich, daß sehr versteckt zwischen den dichten Grasfluren einige wenige äußerst kleine Lachen übriggeblieben waren. Als wir dann in der Senke kescherten, war unser Fischen sehr erfolgreich, der Bestand von *Rivulus luelingi* war also bereits wieder sehr stark. Dieses Mal fanden sich auffälligerweise nur heranwachsende, unreife Exemplare. Ich halte diesen schnellen Neuaufbau nur aus den kleinsten Lachen — sollte es sie wirklich gegeben haben — für sehr unwahrscheinlich. Die Tiere dürften sich vielmehr aus Eiern entwickelt haben, die in allen Bereichen der austrocknenden Senke gelegen hatten.

Von einigen *Cynolebias*-Arten wissen wir, daß diese ihre Eier in ihren sukzessiv trockenfallenden Biotopen über die ganze Bespannungszeit hinweg vornehmlich an den jeweiligen Gewässerrand legen, wodurch schließlich der ganze Biotop belegt wird. Die Eier haben damit eine verschieden lange Überdauerungszeit. Sie sind auch daran angepaßt.

Aus allem schließe ich, daß *Rivulus luelingi* zumindest in dieser Wiesensenken-Population ein potentieller Saisonfisch ist. Es handelt sich also hier um Fische, deren Eier, wenn sie an Stellen abgelegt werden, die trocken fallen, eine annähernd ebenso hohe Schlupfrate haben wie die, die ständig im Wasser verbleiben; die Schlupfrate ist auch hier in beiden Fällen so hoch, daß der Bestand sich schnell wieder aufbauen kann.

Rivulus luelingi ist inzwischen von den lebenden Exemplaren, die ich Ende 1982 mitbrachte, erfolgreich in Aquarien nachgezogen worden. K.H. Lücke, Bochum, dem dies gelang, imitierte die Verhältnisse, indem er die an Torffäden haftenden Eier vor dem Schlupf „rein spekulativ" (d. h. nach seinen Erfahrungen mit anderen *Rivulus*- und *Cynolebias*-Arten) einige Wochen in einer Petrischale ohne freies Wasser aufbewahrte. Ins Wasser zurückgebracht, erfolgte prompt das Schlüpfen; die Schlupfrate war hoch.

Summary

The biotope of *Rivulus luelingi* Seegers, 1984 (Pisces, Rivulinae) southwest of Joinville (Santa Catarina)

The habitat of *Rivulus luelingi*, a new species discovered southwest of Joinville, is described in detail. The locality is a meadow-depression at the base of a grassy slope. It is filled with rain water which flows from the grassy slope. The basin is subject to important thermic diurnal and annual fluctuations. *R. luelingi* is completely adapted to these conditions.

A chemical analysis of the water from the habitat was made. It is a sligthly acid to acid water, poor in minerals, with a low electrical conductivity (16—17 μS) and a low organic matter content.

Literatur

Lüling, K.H. (1971): Wissenschaftliche Ergebnisse der Peru-Bolivien-Expedition Dr. K.H. Lüling 1966 und der Peru-Expedition 1970: Ökologische Beobachtungen und Untersuchungen am Biotop des *Rivulus beniensis* (Pisces, Cyprinodontidae). — Beitr. neotrop. Fauna 6 (3): 163—193.

— (1973): Der Lebensraum von *Cynolebias bellottii* und *Cynolebias elongatus* I und II in der Provinz Buenos Aires. — Aquarium 7 (50): 311—313, (52): 394—396.

— (1977): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition 1970 und des Forschungsaufenthaltes Dr. K.H. Lüling in Argentinien 1975: Über einige argentinische *Cynolebias*-Arten der Provinz Buenos Aires (Pisces, Cyprinodontidae) und ihr Biotop. — Zool. Anz. 198 (3/4): 149—166.

— (1979): Fische in temporären und in Kleingewässern der Provinz Buenos Aires 1 und 2. — Aqu. Terr. 26 (6): 210—212, (7): 246—249.

— (1980): Am Biotop des *Cynolebias nonoiuliensis.* — Aquarium 14 (134): 394—396.

— (1982 a): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Peru-Expedition Dr. K.H. Lüling 1978 und der Uruguay-Argentinien-Expedition 1979: I. Der Biotop von *Cynolebias nonoiuliensis* und *Cynolebias alexandri* und die von *Cynolebias nigripennis* (Pisces, Cyprinodontidae) nebst Hinweisen auf charakteristische Fische in Nachbargewässern. — Zool. Beitr., N. F., 27 (2—3): 267—296.

— (1982 b): Wissenschaftliche Ergebnisse der Uruguay-Argentinien-Expedition Dr. K.H. Lüling 1979: II. Über die Biotope von *Cynolebias viarius* und *Cynolebias melanotaenia* (Pisces, Cyprinodontidae) und ihre Begleitfische in Osturuguay. — Zool. Beitr., N. F., 27 (2—3): 297—311.

— (1984): Ein neuer farbiger *Rivulus*, der „*Rivulus* von Joinville", wurde in Südostbrasilien gefangen. — TI international, im Druck.

Seegers, L. (1984): Zur Revision der *Rivulus*-Arten Südost-Brasiliens, mit einer Neubeschreibung von *Rivulus luelingi* n. sp. und *Rivulus caudomarginatus* n. sp. (Pisces, Cyprinodontidae, Rivulinae). — Zool. Beitr., N. F., 28: 271—320.

Bonn. zool. Beitr.
35 (1984), Heft 4

Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)

von

HANS ULRICH

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Herrn Professor Dr. O. Pflugfelder, meinem verehrten Lehrer,
anläßlich seines 80. Geburtstags am 15. Februar 1984 gewidmet

Die Untersuchung des Thorax der Dolichopodiden (Ulrich 1971) ergab eine Reihe von Synapomorphien, die die monophyletische Natur dieser Familie bestätigen. Für die damals untersuchten „Empididen" (s. auct. nec Chvála 1983) konnte dagegen keine zweifelsfreie Synapomorphie nachgewiesen werden. Andererseits wurden auch keine Merkmalsübereinstimmungen gefunden, die als gemeinsame Synapomorphien der Dolichopodiden und einzelner Teilgruppen der „Empididen" gedeutet werden könnten. Die Frage, ob die „Empididen" monophyletisch oder paraphyletisch sind, blieb damit offen.

Die von Colless (1963) erstmals geäußerte Vermutung, die nächsten Verwandten der Dolichopodiden seien in der *Microphorus*-Gruppe (Melander 1927, Microphorinae Hennig 1970) und im besonderen in der Nähe der Gattung *Microphorella* zu suchen, wurde von Hennig (1971) aufgegriffen und durch mehrere mutmaßliche Synapomorphien untermauert.

Sollte diese Hypothese sich als richtig erweisen, so könnte die bisherige Gliederung der Empidoidea in die beiden Familien „Empididae" und Dolichopodidae nicht aufrecht erhalten werden. Dem trug Chvála (1983) Rechnung, indem er die bisherigen „Empididae" in vier Familien aufteilte und dabei die Microphorinae in den Rang einer Familie erhob. Die von Chvála vorgeschlagene Gliederung der Empidoidea erscheint mir wohlbegründet und soll im folgenden angenommen werden. Danach umfaßt meine frühere Untersuchung, teils für Skelett und Muskulatur, teils nur für das Skelett, Vertreter der Empididen (Empidinae, Hemerodromiinae, Clinocerinae), Hybotiden (Ocydromiinae, Hybotinae, Tachydromiinae), Dolichopodiden und Atelestiden (s. u.), während die Microphoriden unberücksichtigt blieben.

Wie auch Hennig (1971) bemerkte, erschien es lohnend, die Studien auf Angehörige dieser Gruppe auszudehnen, um nachzuprüfen, ob ein Teil der apomorphen Merkmale, die bisher nur vom Thorax der Dolichopodiden bekannt waren, auch bei ihnen zu finden ist. Durch zahlreiches Auftreten von *Microphor holosericeus* in meinem Garten wurden mir diese Untersuchungen nunmehr ermöglicht.

Zu der Frage, ob *Microphorella* und (nach Hennig 1971) *Parathalassius* mit den Dolichopodiden noch näher verwandt sind als *Microphor*, kann die vorliegende Arbeit nichts beitragen, da mir von beiden Gattungen gegenwärtig kein Material zur Verfügung steht. Sollte sie positiv entschieden werden, so müßten beide aus den Microphoriden ausgeschlossen und zu den Dolichopodiden gestellt werden. Chvála (1981) faßte sie in einer Tribus, Parathalassiini, zusammen, der er jetzt den Rang einer Unterfamilie beimißt (persönliche Mitteilung August 1984).

Die Zuordnung der Atelestiden zu den Empidoidea scheint nach wie vor unsicher zu sein. Wie Chvála vermutet, sind sie möglicherweise mit den Cyclorrhaphen näher verwandt. Die einzige Übereinstimmung im Thorakalskelett der Empidoidea, die mit einiger Sicherheit als Synapomorphie gedeutet werden kann, scheint auf *Atelestus* nicht zuzutreffen (Ulrich 1971), was aber an weiterem und besser erhaltenem Material nachgeprüft werden müßte. Im Gesamthabitus, den Proportionen und zahlreichen Einzelmerkmalen des Throrakalskeletts sind *Atelestus* und *Microphor* ähnlich, was aber offenbar auf Symplesiomorphie beruht; im Verlauf der Untersuchungen verstärkte sich der Eindruck, daß beide, vor allem aber *Atelestus*, in vielen Merkmalen mit dem Grundplan der Empidoidea oder der Eremoneura (Empidoidea + Cyclorrhapha) übereinstimmen.

In der vorliegenden Arbeit sollen Skelett und Muskulatur des Thorax von *Microphor holosericeus* in ähnlicher Weise beschrieben und in Abbildungen zur Darstellung gebracht werden, wie dies 1971 für die Dolichopodide *Argyra auricollis* und weniger ausführlich für einige weitere Arten der Empidoidea geschah. Dabei werden Vergleiche mit den damals gewonnenen Befunden zu ziehen und einige meiner früheren Angaben zu ergänzen oder zu berichtigen sein¹).

Über einen Teil der erzielten Ergebnisse wurde auf dem XVII. Internationalen Kongreß für Entomologie in Hamburg, August 1984, berichtet (Zusammenfassung: Ulrich 1984). Bei dieser Gelegenheit wies mich Herr Dr. M. Chvála darauf hin, daß der Name der untersuchten Gattung nicht *Microphorus*, wie bislang gebräuchlich, sondern *Microphor* lauten muß, wie Allen in einer bisher übersehenen Publikation (1963) überzeugend begründet hat. Ich danke ihm für diesen Hinweis und die Empfehlung, in der vorliegenden Arbeit den korrekten Namen zu gebrauchen und nicht zu warten, bis seine Wiedereinführung durch eine taxonomische Revision in größerem Rahmen bekannt gemacht wird.

Eine wichtige Ergänzung zu meiner früheren Arbeit bilden zwei Beiträge von Marina & Negrobov (1977, 1980), die sich vor allem mit den Abwandlungen des Thorakalskeletts innerhalb der Dolichopodiden und ihrer Verwertung für die systematische Gliederung dieser Familie auseinandersetzen. Merkmale des Hals- und Prothorakalskeletts der Doli-

---

¹) Die Berichtigungen und Ergänzungen fußen teils auf Nachuntersuchungen, worauf im Text jeweils ausdrücklich hingewiesen wird, teils auf einer erneuten Auswertung meiner damaligen Beobachtungsprotokolle. Um die Hinweise auf falsch oder irreführend wiedergegebene Beobachtungsdaten nicht in der Diskussion untergehen zu lassen, werden sie durch Fußnoten sichtbar hervorgehoben. Auf eine vollständige Wiedergabe aller in den Protokollen festgehaltenen Daten muß auch diesmal verzichtet werden, um eine allzu starke Ausdehnung des Textumfangs zu vermeiden.

chopodiden und anderer orthorrhapher Brachyceren erörtert Marina (1980). Eine Fülle von Daten über das Thorakalskelett der orthorrhaphen Brachyceren bietet die Arbeit von Ahmed (1982), in der auch die Homologie der Teile diskutiert wird. Diese und die in ihr berücksichtigte Monographie Matsudas (1970) veranlassen mich, die von mir früher angewandte Terminologie in einigen Punkten abzuwandeln.

Material und Methoden

Zur Untersuchung kamen Männchen von *Microphor holosericeus* (Meigen) [= *velutinus* Macquart], die im Mai 1981 und 1983 am Nordrand der Eifel (Ahrgebirge) südlich von Bonn gesammelt und teils in 70%igem Alkohol konserviert, teils mit einem Formalin-Alkohol-Eisessig-Gemisch (Burck 1973, S. 51) fixiert worden waren. In geringer Anzahl standen auch Weibchen derselben Art vom gleichen Fundplatz und -zeitpunkt und Weibchen von *Microphor anomalus* (Meigen) von einem benachbarten Fundort aus dem Juli 1973, beide in Alkohol konserviert, für Skelettuntersuchungen zur Verfügung, die aber keine abweichenden Ergebnisse erbrachten.

Die Beschreibung des Skeletts stützt sich auf Kalilauge-Mazerationspräparate, ergänzt durch Beobachtungen anläßlich des Studiums der Muskulatur.

Zur Untersuchung der Muskeln wurden drei Methoden herangezogen, die sich gegenseitig ergänzten:

a) Die Grundlage bildete das auch früher angewandte Verfahren der Sektion ungefärbter Objekte in Alkohol. Die Fliegen wurden aus Alkohol entnommen und nach oberflächlichem Antrocknen in einem Porzellanschälchen mit Kerzenwachs oder einer Paraffin-Bienenwachs-Mischung durch Anschmelzen an der Oberfläche festgelegt. Ein dunkel gefärbtes Wachs oder Paraffin, vor dem sich die weißen Muskeln gut abheben, bewährt sich als Hintergrund bei der Präparation kleiner Objekte wie *Microphor* am besten. Die Tiere wurden teils in Seitenlage, teils in Bauchlage und teils auf den Kopf gestellt seziert, wodurch sich Ansichten von lateral (linke Hälfte) bzw. medial, dorsal und caudal ergaben. Die Präparation erfolgte bei 125- und 200-facher Vergrößerung; eine Auflichtleuchte mit drehbarer Halterung erleichterte das scharfe Anstrahlen der Muskeln aus wechselnden Richtungen (Zeiss-Stereomikroskop II). Als Präparierwerkzeug dienten feine Pinzetten sowie in Nadelhalter eingespannte Minutienstifte und Rasierklingensplitter, wie sie von Augenärzten verwandt werden; als gut brechende Klinge bewährte sich Tondeo-Cabinet-Normal.

b) Ergänzende Beobachtungen ermöglichte die Untersuchung eosingefärbter Dauerpräparate, die nach dem Vorbild von Mihályi (1936) teils nach vorherigem Bleichen des Skeletts mit Diaphanol, teils aus ungebleichten Objekten hergestellt worden waren, in schrägem Auflicht vor schwarzem Hintergrund, wobei die Muskeln je nach der Richtung, aus der sie angestrahlt wurden, unterschiedlich stark gelbgrün fluoreszierend hervortraten.

c) Für einige der kleinsten Muskeln war mit Hilfe der vorstehend genannten Methoden keine ausreichende Sicherheit über Form, Ursprung und Insertion zu erzielen. Die Untersuchung von Schnittserien war geeignet, diese Lücke zu schließen, und erlaubte auch Aussagen zur histologischen Struktur einiger metathorakaler Muskeln (Unterscheidung des tubulären und des fibrillären Typs in Anlehnung an Pringle 1957). Die Tiere wurden nach Erweichen des Skeletts mit Diaphanol und Einbettung in Paraffin in Sagittal-, Frontal- und Querschnittserien mit 7μ Schnittdicke zerlegt und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Für die sorgfältige Ausführung der histologischen Technik danke ich Frau Ch. Große-Streuer.

Von einer eingehenden Untersuchung des Skleritmusters an der Basis der Halteren wurde angesichts der Kleinheit des Objekts und wegen Zeitmangels, der den Abschluß der Arbeiten verlangte, abgesehen. Deshalb kann ich über die Insertionsstellen einiger metathorakaler Muskeln keine so detaillierten Angaben machen, wie sie bei Mickoleit (1962), Bonhag (1949) und Zaka-ur-Rab (1970) für andere Dipteren zu finden sind.

Im Zuge des Vergleichs mit anderen Empidoidea ergab sich die Notwendigkeit von Nachuntersuchungen an einzelnen der 1971 behandelten Arten. Für das Studium des Skeletts standen noch die damals angefertigten Mazerationspräparate zur Verfügung. Stichprobenuntersuchungen zur Muskulatur (Sektion) wurden an *Argyra auricollis* (Meigen) ♀, *Sciapus platypterus* (Fabricius) ♀ (Dolichopodidae), *Empis borealis* Linné ♂ (Empididae), *Hybos grossipes* (Linné) ♀ und *Trichinomyia flavipes* (Meigen) ♂ (Hybotidae) vorgenommen.

Zu den Abbildungen

Allen Abbildungen liegen Männchen von *Microphor holosericeus* zugrunde. Die Darstellungsweise entspricht weitgehend derjenigen in meiner früheren Arbeit. Bei den Außenansichten (Abb. 1 und 2) sind Sklerite weiß, Membranen punktiert wiedergegeben. Bei den Innenansichten (Abb. 3—20) gilt dies für die Innenflächen der Cuticula; soweit Außenflächen sichtbar sind, sind diese durch Schraffur kenntlich gemacht, mit zusätzlicher Punktierung im Bereich der Membranen. Firstlinien von Leisten und Anschnitte oder Bruchkanten der Cuticula sind als dicke Linien hervorgehoben, größere Schnittflächen in voller Ausdehnung schwarz wiedergegeben. Borsten und Haare sind nicht eingezeichnet.

Abkürzungen:

aaes2	vorderes Anamesepisternum (Anamesepisternum, Ulrich 1971, Ahmed)
aba2	vorderes Basalare (Mesothorax)
acn1—2	Antecostalnaht Pro-/Mesonotum (partim = postpronotal suture, Ahmed)
aesl2	Anepisternalleiste (Mesothorax) (hintere Anepisternalleiste, Ulrich 1971)
aesl3	Anepisternalleiste (Metathorax)
aesn2	Anepisternalnaht (Mesothorax) (anapleural suture, Matsuda; hintere Anepisternalnaht, Ulrich 1971)
aesn3	Anepisternalnaht (Metathorax)
an1	Antepronotum (acrotergite 2 + anterior pronotum, Matsuda; Antepronotum [= Collare] + Anaproepisternum, Ulrich 1971)
an3	Alinotum (Metathorax) (Metascutum, Ahmed)
anl	Antepronotalleiste (von Ulrich 1971 als Grenze zwischen Antepronotum und Anaproepisternum gedeutet)
ann	Antepronotalnaht (s. unter anl)
ast	vorderes Thorakalstigma
ath2	vorderer Tergalhebel (Mesothorax) (anterior notal wing process, Matsuda; suralare and anterior notal wing process, Ahmed)
avc	vorderes ventrales Cervikalsklerit (erstes ventrales Cervicale, Ulrich 1971; crescentic ventral cervical sclerite, Ahmed)
ba3	Basalare (Metathorax)
baa2	Basalarapodem (Mesothorax)
baa3	Basalarapodem (Metathorax)
basp	Basalarspalt (Mesothorax)
bc1	Basicosta der Procoxa

bs1	Probasisternum
co	Cornicula (zweites ventrales Cervicale, Ulrich 1971)
cx1	Procoxa
cx2	Mesocoxa
cx3	Metacoxa
cxg1	Hüftgelenk (Prothorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dc	Dorsocervicale (dorsales Cervicale, Ulrich 1971)
dcxg2	dorsales Hüftgelenk (Mesothorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dcxg3	dorsales Hüftgelenk (Metathorax) (pleurales Hüftgelenk, Ulrich 1971; coxopleural articulation, Ahmed)
dem2	dorsales Mesepimerum (Anamesepimerum, Ulrich 1971, Ahmed)
des3	dorsales Metepisternum
dpla2	dorsaler Mesopleuralarm
dpla3	dorsaler Metapleuralarm
em1	Proepimerum
em3	Metepimerum
es1	Proepisternum (Kataproepisternum, Ulrich 1971)
f	Flügel
fs1	Profurcasternum (Prosternellum, Ulrich 1971)
h	Haltere
hpa	Humeropraescutalapodem (anterior prescutoscutal arm, Ahmed)
icxn	Intercoxalnaht
ihpa	äußere Spur (Invaginationsspalt) des Humeropraescutalapodems
il1—2	Intersegmentalleiste Pro-/Mesopleuron (Pleuralleiste [partim] + vordere Anepisternalleiste, Ulrich 1971)
il2—3	Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron
in1—2	Intersegmentalnaht Pro-/Mesopleuron (Pleuralnaht [partim] + vordere Anepisternalnaht, Ulrich 1971)
in2—3	Intersegmentalnaht Meso-/Metapleuron
kes2	Katamesepisternum
ks	Kehlsack
1lc	erstes Laterocervicale (anterior or anterocervicale, Ahmed)
2lc	zweites Laterocervicale (lateral or laterocervicale, Ahmed)
lph1—2	laterales Phragma Pro-/Mesonotum (postpronotal ridge, Ahmed)
m2	Mesomeron
mc1	Merocosta der Procoxa
mph1—2	medianes Phragma Pro-/Mesonotum (prephragma, Ahmed)
na3	Metanotalapodem
npsp	Notopleuralspalt (Mesothorax)
paes2	hinteres Anamesepisternum (pleuraler Flügelgelenkfortsatz, Ulrich 1971, Ahmed)
pba2	hinteres Basalare (Mesothorax)
pc	Postcervicale
pcl	Postcervikalleiste
pcx2	Postcoxalmembran (Mesothorax)
pcxl2	Paracoxalleiste (Mesothorax)
pcxn2	Paracoxalnaht (Mesothorax)
pes2	Praemesepisternum (Katamesepisternum + Praecoxale, Ulrich 1971)
ph2—3	Phragma Meso-/Metanotum (postphragma, Ahmed)
pla1	Propleuralarm
plgf2	pleuraler Flügelgelenkfortsatz

plgf3	pleuraler Halterengelenkfortsatz
pll2	Mesopleuralleiste
pll3	Metapleuralleiste
pln1	Propleuralnaht
pln2	Mesopleuralnaht
pln3	Metapleuralnaht
plsn1	Pleurosternalnaht (Prothorax)
plsn2?	Pleurosternalnaht (Mesothorax)?
pn1	Postpronotum (= Humeralcallus) (posterior pronotum, Matsuda)
pn2	Postnotum (Mesothorax) (mediotergite + laterotergite, Ahmed)
pn3	Postnotum (Metathorax)
pnl	Postnotalleiste (Mesothorax) (laterotergal ridge, Ahmed)
pocl	Postoccipitalleiste
praa	Praealarapodem (posterior prescutoscutal arm, Ahmed; prealar apophysis, Owen)
prcx3	Praecoxale (Metathorax)
1prl	erste Praecoxalleiste (Leiste 1.L, Ulrich 1971)
3prl	dritte Praecoxalleiste (Leiste 3.L, Ulrich 1971)
psc	Praescutum (Mesothorax)
pscl	Praescutalleiste (prescutoscutal ridge, Ahmed)
pscn	Praescutalnaht (prescutoscutal suture, Ahmed)
pst	hinteres Thorakalstigma
1pt2	erstes Pterale (Mesothorax)
ptgf2	hinterer tergaler Flügelgelenkfortsatz
pth2	hinterer Tergalhebel (Mesothorax) (postmedian notal wing process, Matsuda; median notal wing process, Ahmed)
s2?	Mesosternum (Basisternum + Furcasternum)?
s3?	Metasternum (Basisternum + Furcasternum)?
sI	erstes Abdominalsternit
sa1	Prosternalapophyse
sa2	Mesosternalapophyse
sa3	Metasternalapophyse
sba2	Subalare (Mesothorax)
sba3	Subalare (Metathorax)
scl	Sternocosta (Prothorax)
sca	Scutalapodem (tergal apodeme, Ahmed)
scn1	Sternocostalnaht (Prothorax)
se	Sella (drittes ventrales Cervicale + Praesternum, Ulrich 1971; Praesternum, Marina & Negrobov)
sg1	Prosternalgrat
sg2	Mesosternalgrat (longitudinal median ridge, Ahmed)
sg3	Metasternalgrat (longitudinal median ridge, Ahmed)
sl	sekundäres Scutellum (Teil des Scutellum hinter der Transscutellarnaht) (Mesothorax)
teml	Transepimeralleiste (Mesothorax) (Anepimeralleiste, Ulrich 1971, Ahmed)
temn	Transepimeralnaht (Mesothorax) (Anepimeralnaht, Ulrich 1971, Ahmed)
tn1?	Trochantinus (Prothorax)?
tnl	Transpronotalleiste (Leiste L 16a, Ulrich 1971; episternal apophysis, Owen)
tnn	Transpronotalnaht (posterior transnotal suture, Matsuda)
tscl	Transscutalleiste (Intrascutalquerleiste, Ulrich 1971; anterior trans-scutal ridge, Ahmed)
tscn	Transscutalnaht (lateral parapsidal suture, Matsuda; Intrascutalquernaht, Ulrich 1971; anterior trans-scutal suture, Ahmed)

tsln	Transscutellarnaht
tsp	Tergalspalt (Mesothorax)
tt	Tentorium
vcxg2	ventrales Hüftgelenk (Mesothorax) (sternales Hüftgelenk, Ulrich 1971)
vcxg3	ventrales Hüftgelenk (Metathorax) (sternales Hüftgelenk, Ulrich 1971)
vem2	ventrales Mesepimerum (Katamesepimerum, Ulrich 1971, Ahmed)
ves3	ventrales Metepisternum
vpla2	ventraler Mesopleuralarm
vpla3	ventraler Metapleuralarm
1—53	Muskeln und Muskelansatzstellen

Skelett

Die Gestalt der Skelettstrukturen ist aus den Abbildungen ersichtlich. Eine breit angelegte Beschreibung des Skeletts erübrigt sich daher, zumal sie zu einem großen Teil in der Wiederholung bekannter Tatsachen bestehen würde. Im Text soll deshalb nur auf solche Strukturen eingegangen werden, in denen *Microphor* sich von einem Teil der 1971 behandelten Empidoidea unterscheidet und von denen mir ein Beitrag zur Rekonstruktion der Phylogenese der Gruppe zu erwarten scheint.

Die angewandte Terminologie geht ebenfalls aus den Abbildungen hervor. Sie weicht teilweise von der meiner früheren Arbeit ab, um den Beiträgen Matsudas (1970) und Ahmeds (1982) zur Homologie der Teile Rechnung zu tragen. Zum Vergleich der verschiedenen Terminologien kann das Verzeichnis der Abbildungen herangezogen werden.

Halsregion

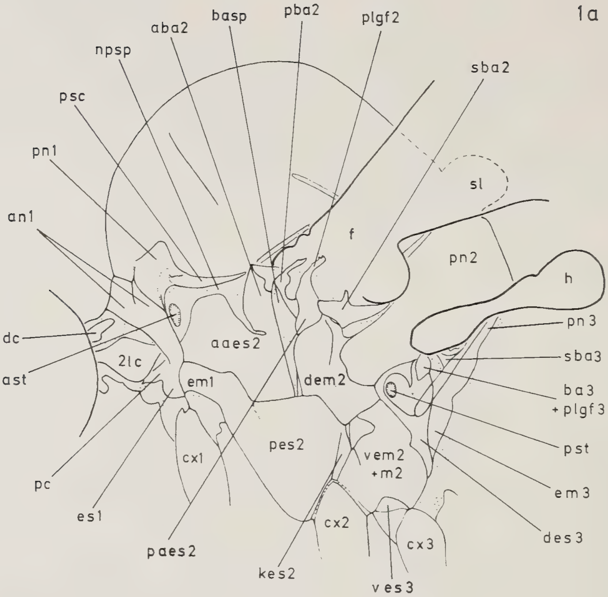
Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 3; caudal: Abb. 4; dorsal: Abb. 13

Bei *Microphor* finden sich fünf paarige und zwei unpaare Cervikalsklerite, die mit den 1971 beschriebenen Skleriten anderer Empidoidea homologisiert werden können: erstes (1lc) und zweites Laterocervicale (2lc), Postcervicale (pc), Dorsocervicale (dc), vorderes ventrales Cervikalsklerit (avc, unpaar), Cornicula (co) (1971 als zweites ventrales Cervicale bezeichnet) und Sella (se, unpaar) (drittes ventrales Cervicale + Praesternum des Prothorax).

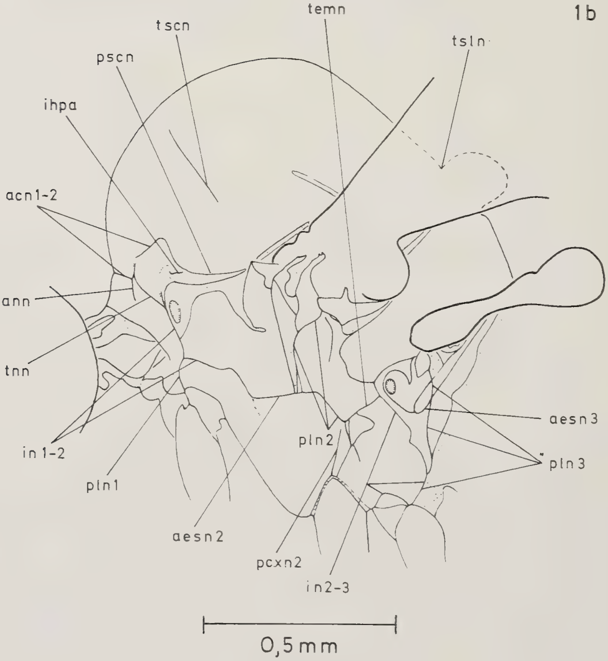
Am Postcervicale ist wie bei *Empis* eine Postcervikalleiste (pcl) ausgebildet, an der ein Teil der Fasern von Muskel 4 entspringt. Nach dem Skelett zu urteilen, scheinen bei *Atelestus* gleichartige Verhältnisse zu herrschen. Dies spricht für die 1971 geäußerte Vermutung, daß Leiste und Muskelansatz am Postcervicale zum Grundplan der Empidoidea gehören.

Das vordere ventrale Cervikalsklerit liegt als Querstreifen in der Einschnürung hinter einer sackartigen Vorwölbung der Halsmembran (Kehlsack, ks). Nach seiner Lage zu den Laterocervicalia und am Grund einer Querfurche scheint es

1a


basp
pba2
aba2
plgf2
npsp
sba2
psc
pn1
sl
an1
f
pn2
h
pn3
dc
aaes2
sba3
ast
2lc
em1
dem2
ba3
+plgf3
pst
pes2
pc
cx1
vem2
+m2
em3
es1
cx2
des3
cx3
paes2
kes2
ves3

1b


temn
tscn
tsln
pscn
ihpa
acn1-2
ann
tnn
aesn3
pln2
pln3
in1-2
pln1
aesn2
pcxn2
in2-3
0,5 mm

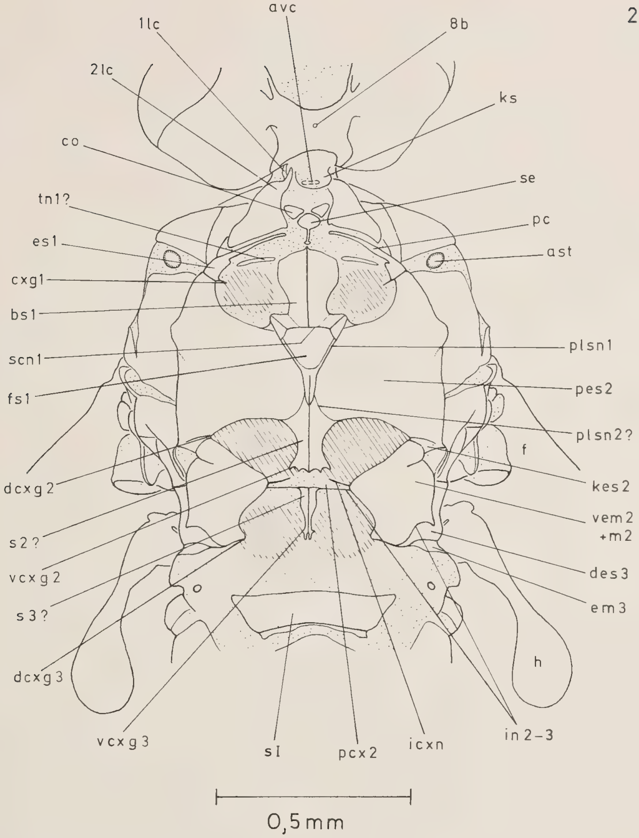

2
avc
1lc
8b
2lc
ks
co
se
tn1?
pc
es1
ast
cxg1
bs1
scn1
plsn1
fs1
pes2
plsn2?
f
dcxg2
kes2
vem2
+m2
s2?
vcxg2
des3
em3
s3?
h
dcxg3
vcxg3
sl
pcx2
icxn
in 2–3
0,5 mm

Abb. 2: Außenansicht ventral. Beine einschließlich der Hüften entfernt (schraffierte Flächen).

dem unpaaren Sklerit der Dolichopodiden homolog zu sein, das als „erstes ventrales Cervicale" beschrieben wurde. Allerdings haben die Dolichopodiden anstelle eines Kehlsacks zwei hintereinander liegende Querfalten, die durch eine Einschnürung voneinander getrennt sind (s. Ulrich 1971, Fig. 18). Das Sklerit von *Microphor* ist schwächer entwickelt: es ist weniger stark sklerotisiert, reicht nicht so weit laterad und ist dementsprechend seitlich nicht aufgebogen. Die Übereinstimmungen gehen nicht so weit, daß von einer zweifelsfreien Synapomorphie gesprochen werden könnte. Da kein Bezug zur Muskulatur besteht, handelt es sich um eine einfache Bildung, die auch mehrmals in Parallelentwicklung entstanden sein kann. Immerhin kann man sich vorstellen, daß die Evolution der Dolichopodiden ein Stadium durchlaufen hat, das dem Bild von *Micro-*

Abb. 1: Außenansicht von links, mit Feldern (a) und Nähten (b).

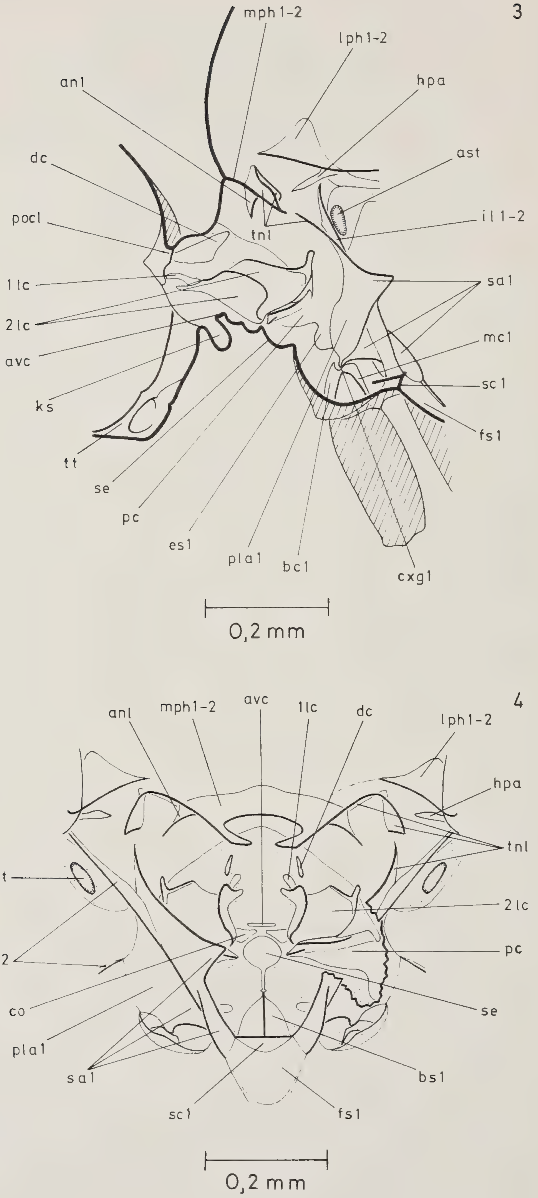

3
mph 1-2
lph 1-2
anl
hpa
ast
dc
il 1-2
pocl
tnl
1 lc
sa 1
2 lc
mc 1
avc
sc 1
ks
fs 1
tt
se
pc
es 1
pla 1
bc 1
cxg 1
0,2 mm
4
anl
mph 1-2
avc
1 lc
dc
lph 1-2
hpa
tnl
ast
2 lc
il 1-2
pc
co
se
pla 1
sa 1
bs 1
sc 1
fs 1
0,2 mm

Abb. 3—4: Innenansichten von Hals- und Prothorakalskelett. — 3: Rechte Hälfte ohne Sternalgrat, von links (vgl. Abb. 6). — 4: Caudalansicht; aus dem Innenskelett ist rechts ein Stück herausgebrochen.

phor gleicht. Die weitere Entwicklung hätte dann zu stärkerer Sklerotisierung, einer Vergrößerung des Sklerits vor allem in Lateralrichtung und einer Teilung des Kehlsacks durch eine weitere Querfurche geführt.

Unter den übrigen Empidoidea wurde in ähnlicher Lage nur bei *Wiedemannia* ein Sklerit gefunden (s. Ulrich 1971, Fig. 26). Dieses ist in die Rückwand des Kehlsacks eingelagert, besteht aus einem Bogen und einem Längsstreifen und hat somit insgesamt eine Anker- oder Pfeilform. Der Kehlsack von *Wiedemannia* scheint dem von *Microphor* homolog zu sein und wurde wohl vom Grundplan der Empidoidea übernommen. Demnach hat das Sklerit bei beiden verschiedene Lage, bei *Wiedemannia* weiter vorn, was gegen Homologie der Sklerite und eher für Konvergenz spricht. Eine offensichtlich konvergente Bildung, noch weiter cranial gelegen, findet sich bei *Platypeza* (Cyclorrhapha), wo eine Skleritspange in Form eines dorsal offenen Halbrings den Äquator des Kehlsacks versteift.

Die Sella ist ähnlich gestaltet wie bei *Empis* und entspricht in ihrer Form vermutlich dem Grundplan der Empidoidea. Ihr vorderer Abschnitt ist breit und trägt das paarige Sinnesorgan. Im Bereich des schmal streifenförmigen hinteren Abschnitts setzt seitlich Muskel 10 an.

Bei den Dolichopodiden ist die Form der Sella nach Marina & Negrobov (1980) sehr variabel (s. dort Abb. 3, 1—4). Danach ähnelt sie bei *Sciapus albifrons* noch dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea, unterscheidet sich aber dadurch, daß das Ende des hinteren Abschnitts stark in die Breite gezogen ist. Bei *Sciapus platypterus* und bei anderen Dolichopodidengattungen ist die hintere Verbreiterung stärker entwickelt. Nach den Feststellungen der genannten Autoren bleibt median eine schmale Verbindung zwischen dem vorderen Abschnitt und der hinteren Verbreiterung bestehen; Nachuntersuchungen an verschiedenen Dolichopodiden (*Argyra*, *Hydrophorus*, *Medetera*, *Sciapus platypterus*) bestätigen dies[2]). Die starke Verbreiterung am Ende des hinteren Abschnitts, die im einzelnen unterschiedlich gestaltet sein kann, aber immer durch einen schmalen Stiel oder eine Einkerbung gegen den vorderen Abschnitt abgesetzt ist, ist offenbar eine Synapomorphie der Dolichopodiden. Soweit bei anderen Empidoidea (z. B. *Wiedemannia*) ähnliche Verhältnisse gegeben sind, muß mit Konvergenz gerechnet werden.

Prothorax und nachfolgende Intersegmentalregion

Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 3, 5, 6; caudal: Abb. 4

Basisternum (bs1) und Episternum (es1) sind durch eine breite Membran getrennt, in der ein schmal streifenförmiges isoliertes Sklerit liegt (tn1?). Eine

---

[2]) Meine Aussage (1971), nach der zwei getrennte Sklerite vorliegen sollen, ist demnach zu berichtigen. Ein gesondertes hinteres Sklerit wird durch die hintere Verbreiterung, die mit dunklerer Färbung verbunden sein kann, nur vorgetäuscht.

Praecoxalbrücke, wie sie bei einem Teil der Empididen (aber nicht im Grundplan), den Tachydromiinen und den Dolichopodiden zu finden ist, ist demnach nicht ausgebildet. *Microphor* stimmt darin mit dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea und (nach Matsuda 1970) der Dipteren überein. Das isolierte Sklerit findet sich auch bei *Trichopeza* (Empididae) und *Hybos* und gehört demnach vielleicht ebenfalls zum Grundplan. Seine Homologie ist unklar (Trochantinus?).

Matsuda rechnet die Membran dem Bereich des Katepisternum (katepisternal area) zu. Der hier als Episternum bezeichnete Skleritbezirk („Katepisternum" bei Ulrich 1971) würde danach ganz oder großenteils dem Anepisternum entsprechen. Was ich als Anepisternum ansah, gehört nach Matsuda zum Antenotum. Die Leiste, an der Muskel 16a entspringt (L 16a in meiner früheren Arbeit) und bei der ich die Grenze zwischen Pleuron und Postnotum vermutete, bezeichnet er folgerichtig als Transnotalleiste. Zur Homologie der genannten Teile, die nur im Vergleich mit Nematoceren zu klären ist, kann ich gegenwärtig nichts beitragen; ich folge daher der Auffassung und Terminologie Matsudas, der sich auch Ahmed (1982) anschließt.

Das mediane Phragma Pro-/Mesonotum (mphl—2) ähnelt in seiner Gesamtform dem vom *Empis* (Symplesiomorphie?), mit stark entwickelten, weit auseinander liegenden Hörnern und schräg ansteigenden Seitenflügeln (vgl. Ahmed 1982, Fig. 69a; für die Dolichopodiden s. dagegen Ulrich 1971, Fig. 22, Marina & Negrobov 1977, Fig. 5—8, und Ahmed 1982, Fig. 74). Seitlich setzt es sich aber, wie bei den Dolichopodiden, unmittelbar in die Transnotalleiste (tnl) fort, während diese bei *Empis* vor dem Ende des Seitenflügels im Winkel abzweigt (in der Abbildung Ahmeds ist ihre Basis als Linie eingezeichnet). Infolge des stufenlosen Übergangs vom Seitenflügel des Phragmas in die Transnotalleiste ist nicht zu erkennen, wo die Grenze zwischen beiden liegt. Wenn im folgenden von einem aufsteigenden und einem absteigenden Ast der Transnotalleiste gesprochen wird, soll damit nicht ausgeschlossen werden, daß der aufsteigende Ast vielleicht ganz oder teilweise zum Phragma gehört. Mit einer scharfen Umbiegung geht der aufsteigende in den absteigenden Ast über; auch hierin gleicht *Microphor* den Dolichopodiden. Er unterscheidet sich von diesen aber, indem der absteigende Ast abrupt abbricht und sich erst nach einer Unterbrechung als Leiste fortsetzt, die zum Verschmelzungsprodukt von Pleuralarm und Sternalapophyse zieht.

Bei den übrigen Empidoidea sind unterschiedliche Verhältnisse anzutreffen. Vielfach entsteht der Eindruck, daß das mediane Phragma sich, wenn auch mit Unterbrechung, in das laterale Phragma fortsetzt. Die Transnotalleiste erscheint teils als mehr oder weniger geradlinige Fortsetzung des medianen Phragmas, teils als Abzweigung, die ihrerseits weiter medial oder weiter lateral liegen kann. Bei keiner der untersuchten Gattungen ist das Bild dem der Dolichopodiden so ähnlich wie bei *Microphor*, was den Gedanken an eine Synapomorphie der beiden Gruppen nahelegt. Dabei muß aber der Vorbehalt gemacht werden, daß die Abwandlungen des Phragmas und der Transnotalleiste nur schwer objektiv zu fassen sind und ihre Abhängigkeit von Gestalt- und Größenunterschieden benachbarter Bezirke noch nicht genügend durchschaut wird. Die Transnotalleiste ist innerhalb der Empidoidea unterschiedlich stark entwickelt. Bei *Microphor* und den Dolichopodiden kommt sie einer gleichmäßigen Leistenform am nächsten. Bei *Trichopeza* und *Atelestus* bildet sie nur einen schwachen Wulst, dessen Verlauf als dunkle Linie mehr oder weniger weit verfolgt werden kann. Bei *Chelifera* ist sie nicht einmal als Spur zu erkennen. Bei *Hybos* und *Ocydromia* bildet sie eine kurze, bald nach ihrer Abzweigung verstreichende Leiste. Bei *Empis*, *Wiedemannia* und *Brachystoma* ist sie phragmaartig verbreitert. Eine extreme Breitenentwicklung hat sie bei *Lonchoptera* (Cyclorrhapha) erfahren, wo sie ein ausgedehntes Phragma bildet, das weiter dorsad reicht als das laterale Phragma Pro-/Mesonotum und dieses in Medialansicht teilweise verdeckt. Die unterschiedliche Ausprägung der Transnotalleiste hängt sicher mit ihrer Funktion als Muskelansatzfläche zusammen. Es ist zur Zeit nicht bekannt, ob der Muskel bei schwach entwickelter oder fehlender Leiste reduziert ist, oder ob er in diesen Fällen teilweise oder ganz an der Außenwand des Antenotum entspringt.

Matsuda deutet das Collare als Akrotergit des Mesothorax. Der Verlauf der Transnotalleiste, die sich medial mit dem medianen Phragma vereinigt, deutet aber eher darauf hin, daß die hinter der Leiste gelegenen Teile reduziert sind. Betrachtet man die Leiste als Grenze zwischen Ante- und Postnotum, so muß das vor ihr gelegene Collare dem Antenotum angehören. Zwar kann die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß die Transnotalleiste, als Muskelursprungsfläche funktionsabhängig, von ihrem ursprünglichen Verlauf abgewichen ist, aber die konstante Beziehung der Leiste zum medianen Phragma, bei sehr unterschiedlicher Breitenentwicklung, läßt eher vermuten, daß eine Vergrößerung des Muskels nur zu einer Verbreiterung der Leiste und nicht zu einer Verlagerung ihrer Basis führt. Der Muskel gehört zum Prothorax und nicht zur Intersegmentalregion; auch dies spricht dafür, die Leiste und die cranial anschließende Fläche dem Prothorax zuzurechnen. Ich stimme daher mit Ahmed (1982) überein, der der Deutung des Collare als Akrotergit widerspricht.

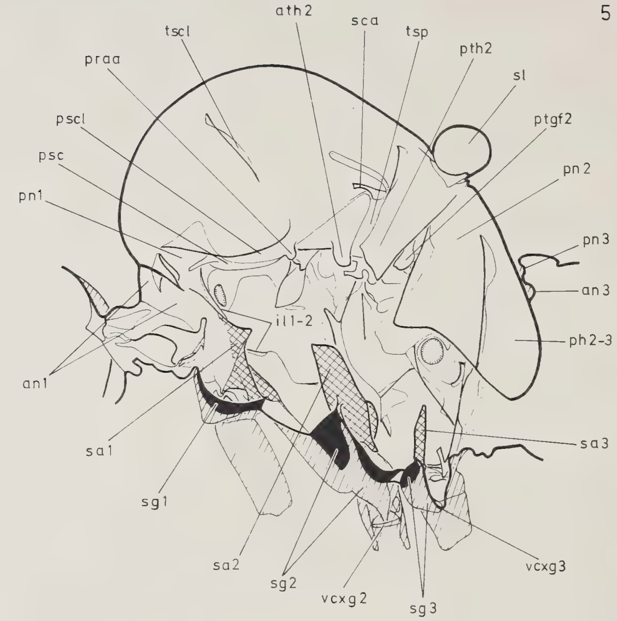
Am Caudalwinkel des Humeralcallus, vielleicht die Grenze zwischen Postpronotum (pn1) und Mesopraescutum (psc) markierend, ist ein stabförmiges Apodem eingefaltet, das als Humeropraescutalapodem (hpa) bezeichnet werden soll. Es dient zwei Muskeln, 2 und 20, als Ursprungsfläche für einen Teil ihrer Fasern. Bei *Empis* findet sich ein ähnliches, wenn auch mehr dreieckig lamellenförmiges Apodem[3]), an dem die gleichen Muskeln ansetzen. Auf Grund dieser Übereinstimmung und der gleichen Einfaltungsstelle können die Apodeme von *Empis* und *Microphor* miteinander homologisiert werden. Für Apodeme in entsprechender Lage bei *Trichopeza*, *Hybos*, *Trichinomyia*, *Atelestus* und auch *Rhagio* (nachuntersucht) sind, nach dem Skelett zu urteilen, gleichartige Beziehungen zur Muskulatur zu vermuten. Offenbar ist das Humeropraescutalapodem bei den Brachyceren weit verbreitet (Ahmed 1982, anterior prescutoscutal arm).

Bei den darauf untersuchten Dolichopodiden (*Argyra*, *Hydrophorus*, *Dolichopus*, *Neurigona*, *Medetera*, *Sciapus*) sind offenbar ursprünglich zwei schwach

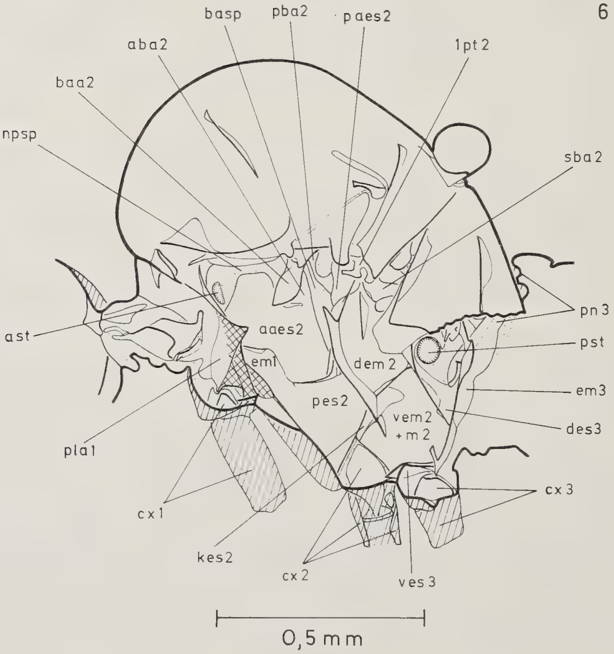
---

[3]) s. Ulrich 1971 unter Muskel 2, dort fälschlich als Derivat der Praescutalleiste gedeutet (nachuntersucht)

5


ath2
sca
tsp
tscl
pth2
praa
sl
pscl
ptgf2
psc
pn2
pn1
pn3
an3
il1-2
ph2-3
an1
sa3
sa1
sg1
vcxg3
sa2
sg2
vcxg2
sg3

6


basp
pba2
paes2
aba2
1pt2
baa2
npsp
sba2
pn3
ast
aaes2
pst
em1
dem2
em3
pes2
des3
vem2
+m2
pla1
cx3
cx1
kes2
cx2
ves3
0,5 mm

entwickelte Apodeme vorhanden, die in unterschiedlichem Maße reduziert sein können, so daß manchmal nur eines von beiden ausgebildet ist: ein dorsales, von der Außenwand eingefaltetes, an dem Muskel 2 entspringt, und ein ventrales, das der Praescutalleiste anliegt, vermutlich von dieser ausgeht und den vordersten Fasern von Muskel 20 als Ursprungsfläche dient (s. Ulrich 1971, Fig. 16 und 27). Das Praescutum ist in seiner Ausdehnung reduziert, die Praescutalleiste gut entwickelt. Nach den obigen Feststellungen muß angenommen werden, daß die Befunde von *Microphor* und *Empis* den plesiomorphen Ausgangszustand nicht nur für die Empidoidea widerspiegeln, während die Verhältnisse bei den Dolichopodiden apomorph sind. Offen bleibt, ob die beiden Apodeme der Dolichopodiden durch Teilung des Humeropraescutalapodems entstanden sind, oder ob eines oder beide eine Neubildung verkörpern. Unabhängig davon dürfte es vertretbar sein, das dorsale Apodem als Humeral-, das ventrale als Praescutalapodem zu bezeichnen.

Meso- und Metathorax

Außenansicht lateral: Abb. 1; ventral: Abb. 2
Innenansicht medial: Abb. 5—7; caudal: Abb. 8

Das vordere Thorakalstigma (ast) ist rings von Membran umgeben. Ob ein membranöses Stigmenfeld innerhalb der Empidoidea plesiomorph oder apomorph ist, ist noch offen.

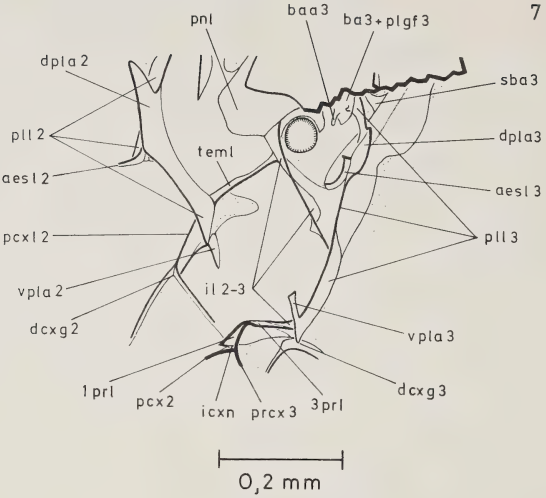
Das Mesoscutum ist in seinem posteromedialen Bereich, caudal vom Ansatz des medialen dorsalen Längsmuskels (17), abgeflacht. Dies scheint dem Grundplan der Empididen und Hybotiden, vielleicht auch der Empidoidea, zu entsprechen.

Der vor der Transscutellarnaht (tsln) gelegene Teil des primären Scutellum ist gegen das Scutum nicht abgesetzt, ein Querwulst, wie er bei einigen Dolichopodidengattungen (und *Atelestus*) festgestellt wurde, fehlt daher ebenso wie bei den untersuchten Empididen und Hybotiden. Die Wulstbildung wurde 1971 damit erklärt, daß die Scutoscutellarnaht (V-Naht) im Grundplan der Empidoidea als Einsenkung am Vorderrand des Wulstes noch erhalten sei. Ist dies richtig, so ist ihr Fehlen apomorph, und die Übereinstimmung von *Microphor* mit den Empididen und Hybotiden kann auf Synapomorphie beruhen. Konvergenz kann aber für dieses Merkmal ebenso wenig ausgeschlossen werden wie für die Abflachung des Scutum, mit der es im Zusammenhang zu stehen scheint.

Das Postnotum des Mesothorax (pn2) ist gleichmäßig gewölbt, ein Postscutellum (Subscutellum, Ahmed 1982) ist nicht entwickelt. Hierin stimmt *Microphor*

Abb. 5—6: Skelett der rechten Körperhälfte in Innenansicht von links. Sternalapophysen kreuzschraffiert (Abgrenzung gegen den Pleuralarm im Prothorax unsicher). — 5: Schnittführung in der Medianebene. — 6: Prosternalgrat, Meso- und Metafurca sowie der größte Teil des Phragmas Meso-/Metanotum entfernt, im übrigen wie Abb. 5.

7


pnl
baa3
ba3+plgf3
dpla2
sba3
pll2
dpla3
aesl2
teml
aesl3
pcxl2
pll3
vpla2
il 2-3
dcxg2
vpla3
1prl
pcx2
icxn
prcx3
3prl
dcxg3
0,2 mm

8

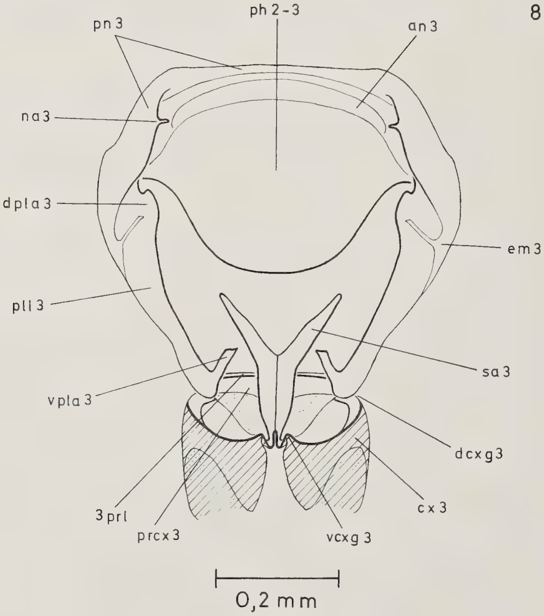

ph 2-3
pn3
an3
na3
dpla3
em3
pll3
sa3
vpla3
dcxg3
cx3
3prl
prcx3
vcxg 3
0,2 mm

Abb. 7: Hinterer Teil der rechten Pleuralregion, Skelett in Innenansicht von links (vgl. Abb. 6).

Abb. 8: Skelett des Metathorax in caudaler Innenansicht.

mit dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea überein.

Das Mesomeron (m2) reicht caudad bis zur Metapleuralnaht (pln3) und teilt das Metepisternum in einen dorsalen und einen ventralen Teil (des3 und ves3), ein Merkmal, das 1971 mit Vorbehalten als Synapomorphie der Empidoidea gewertet wurde. Der ventrale Teil ist klein, wie bei den Empididen und Hybotiden. Er wird caudad niedriger und erreicht mit seiner Caudalspitze kaum die Metapleuralnaht und das Hüftgelenk; das Bild ist dem von *Hybos* und *Ocydromia* ähnlich (vgl. Fig. 7 und 8 bei Ulrich 1971), und es erhebt sich die Frage, ob diese Ähnlichkeit auf Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz beruht. Ist es Symplesiomorphie und entspricht dieser Zustand dem Grundplan der Empidoidea, so muß das viel größere ventrale Episternum der Dolichopodiden aus ihm abgeleitet werden. Die Ausbildung bei *Empis* und *Trichopeza* (l.c. Fig. 3 und 4), deren ventrales Episternum zwar klein, caudal aber höher ist als bei *Microphor* — ein Zustand, den ich für primitiv hielt —, wäre dann apomorph und in Konvergenz zu den Dolichopodiden entstanden, sofern man nicht nähere Verwandtschaft mit diesen annimmt. Ist es Synapomorphie, so läßt dies auf nähere Verwandtschaft der Microphoriden und Hybotiden schließen; sollte diese Verwandtschaftsgruppe auch die Dolichopodiden einschließen, so muß deren Metepisternum sich nach einer vorausgegangenen Reduktion wieder vergrößert, also eine Umkehr der Entwicklungsrichtung erfahren haben. In diesem Fall könnten meine früheren Vorstellungen vom Grundplan der Empidoidea zwar beibehalten, aber nicht als Ausgangspunkt für die Evolution der Dolichopodiden angesehen werden. Ist es Konvergenz, die dann auch für die Gesamtform des auffallend hochgewölbten Thorax anzunehmen wäre und mit der Fähigkeit zum Rüttelflug in Verbindung gebracht werden könnte, so bleiben alle Fragen nach den phylogenetischen Beziehungen unter den einzelnen Familien offen, und ein Zustand wie bei *Empis* und *Trichopeza* kann sowohl im Grundplan der Empidoidea als auch bei den unmittelbaren Vorfahren der Microphoriden, der Hybotiden und der Dolichopodiden bestanden haben. Ein abschließendes Urteil in dieser Frage ist zur Zeit noch nicht möglich.

Im ventralen Bereich, zwischen den Mittel- und Hinterhüften, geht vom First der Intersegmentalleiste cranial eine Leiste ab (erste Praecoxalleiste, 1prl), die, von ihrer horizontalen Basis abgesehen, schräg anteroventrad geneigt ist. Median ist sie mit dem Mesosternalgrat verwachsen. Ihre freie Kante ist in ihrer lateralen Hälfte mit der Postcoxalmembran des Mesothorax (pcx2) verwachsen und bildet dadurch eine Naht (Intercoxalnaht, icxn). Eine entsprechende Leiste in gleicher Lage wurde (1971) bei den Empididen, Hybotiden und Dolichopodiden unter der Bezeichnung „1.L" beschrieben und als Derivat des metathorakalen Praecoxale (prcx3) gedeutet, ihr Vorhandensein als Synapomorphie der Empidoidea gewertet.

Auf der Caudalseite des Praecoxale geht eine schmälere Leiste ab (dritte Praecoxalleiste, 3prl), die offenbar der früher beschriebenen Leiste „3.L" von *Empis* und vermutlich auch der gleichnamigen Bildung der Dolichopodiden homolog ist und mit ihrem lateralen Ende an die Metapleuralleiste (pll3) stößt. Ihre Abzweigung fällt in ihrem medianen Abschnitt mit dem First der Intersegmentalleiste zusammen, so daß sie wie deren caudad umgeschlagene Kante erscheint. Im lateralen Abschnitt erhebt sich der First der Intersegmentalleiste (il2—3) über die Abzweigung und bildet eine freie Kante, die sich zur Einmündung in die Metapleuralleiste aufbiegt. Die Dolichopodiden besitzen noch eine weitere, zweite Praecoxalleiste (2.L, Ulrich 1971), die bei *Microphor* und den untersuchten Empididen und Hybotiden fehlt.

Der Abschnitt der Intersegmentalleiste, der das Mesepimerum und das Mesomeron vom dorsalen Metepisternum trennt, verstreicht in seinem posteroventrad gerichteten Verlauf kurz vor Erreichen der Metapleuralleiste. Beim ♂ setzt er sich aber in einer Linie fort, die auch in Außenansicht bis oder fast bis zur Metapleuralnaht verfolgt werden kann. Beim ♀ ist das als Leiste entwickelte Stück kürzer und der Verlauf der Segmentgrenze im letzten Abschnitt auch nicht als Spur zu erkennen, die Intersegmentalnaht erscheint daher unterbrochen (einziger am Thorakalskelett festgestellter Geschlechtsunterschied).

Dort, wo sie auf das Postmesonotum stößt, hat die Intersegmentalleiste einen ähnlichen Verlauf wie bei *Empis* und *Wiedemannia*, mit caudad gebogener Firstlinie (vgl. Ulrich 1971, Fig. 44 und 45). Eine Taschenbildung wie bei den Dolichopodiden ist nicht entwickelt. Gleichartige Verhältnisse sind bei *Atelestus* gegeben. All dies spricht dafür, den gleichen Verlauf auch für den Grundplan der Empidoidea anzunehmen. Daraus ergibt sich, daß die charakteristische Taschenbildung der Dolichopodiden apomorph ist.

Das Metepimerum ist im ventralen Bereich reduziert und erreicht bei weitem nicht das Hüftgelenk, nicht einmal das untere Ende des dorsalen Episternum. Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Ocydromia* vor; bei *Hybos* ist das Metepimerum länger, endet aber noch weit vor dem Hüftgelenk (vgl. Ulrich 1971, Fig. 8 und 7). Bei *Tachypeza* ist es ebenfalls verkürzt, bei *Platypalpus* in voller Länge entwickelt (l.c. Fig. 10, 9). Bei den 1971 abgebildeten Empididen und Dolichopodiden (Fig. 1—6) erreicht es das ventrale Metepisternum und annähernd das Hüftgelenk. Eine starke Verkürzung wie bei *Microphor* dürfte apomorph sein, ist aber vermutlich mehrmals konvergent erfolgt, wie die unterschiedlichen Verhältnisse bei den Hybotiden zeigen.

Die Metapleuralleiste ist in ihrem ventralen Teil verschmälert, der ventrale Metapleuralarm (vpla3) stabförmig ausgebildet. Vergleicht man das Bild von *Microphor* mit dem von *Empis* (Ulrich 1971, Fig. 47), das dem Grundplan der Empidoidea offenbar noch weitgehend entspricht, so entsteht der Eindruck, daß die Verschmälerung die Folge eines breiten Ausschnitts ist, der den Pleuralarm als schmalen Streifen in seiner ursprünglichen Länge stehen ließ. Dafür spricht auch der Befund der Muskulatur (Abb. 19): der an Pleuralleiste und Pleuralarm entspringende Muskel (51) ist in zwei Portionen durchgeteilt, der Spalt zwischen beiden entspricht dem Ausschnitt am Skelett. Bei den Dolichopodiden sind die Verhältnisse sehr ähnlich, die Pleuralleiste ist aber noch schmäler, der ventrale Pleuralarm noch länger und auffallender stabförmig; zudem ist die laterale Portion des Muskels stark verlängert. Die Übereinstimmung mit *Microphor* geht so weit, daß Synapomorphie angenommen werden muß (weiteres s. unter Muskel 51).

Der dorsale Metapleuralarm (dpla3) bildet eine leicht in Caudalrichtung umgebogene Verbreiterung der Pleuralleiste. Das Bild ähnelt dem von *Empis* (vgl. Ulrich 1971, Fig. 44 und 47) und entspricht wohl dem Grundplan der Empidoidea. Stabform und Längsorientierung, wie bei den Dolichopodiden, sind nicht gegeben.

Am Postmetanotum (pn3) ist jederseits ein kleines, mediad gerichtetes Apodem (na3) entwickelt. Es liegt im Bereich des Ansatzes des dorsalen Muskels (36), also an der gleichen Stelle wie das Metanotalapodem der Dolichopodiden, das aber im Grundplan dieser Familie viel stärker entwickelt, lang stabförmig und caudad gerichtet ist. Ein Apodem an dieser Stelle wurde weder bei Empididen oder Hybotiden noch bei *Atelestus* festgestellt. Demnach scheint hier eine apomorphe Übereinstimmung zu bestehen, die sich auf *Microphor* (Grundplan der Microphoriden?) und die Dolichopodiden beschränkt, und der Gedanke an Synapomorphie drängt sich auf. Es darf aber nicht übersehen werden, daß nur eine teilweise Übereinstimmung besteht, was durch die Untersuchung der Muskulatur bestätigt wird (weiteres s. dort unter den Muskeln 36 und 40).

Muskulatur

Abb. 9—20

Im folgenden werden die Muskeln beschrieben, die im Hals und im Thoraxstamm von *Microphor holosericeus* ♂ gefunden wurden. Die angewandte Reihenfolge ist dieselbe wie bei Ulrich 1971, jeder Muskel trägt die gleiche Nummer wie sein Homologon bei den dort behandelten Arten. Der Name wurde bei einzelnen Muskeln geändert.

Seit 1971 kam ich in den Besitz einiger weiterer Veröffentlichungen zur Thoraxmuskulatur von Dipteren. Es erscheint angebracht, die sich daraus ergebenden Homologiebeziehungen nachzutragen. Die erneute Beschäftigung mit den Arbeiten von Bonhag (1949), Mickoleit (1962) und Smart (1959) unter Berücksichtigung der Befunde an *Microphor* veranlaßte mich, meine früheren Vorstellungen zur Homologie einzelner Muskeln zu ändern. Deshalb soll hier erneut im Anschluß an die Beschreibung jedes Muskels eine Liste homologer Muskeln aus der Literatur gegeben werden, in die auch die Angaben der oben genannten Autoren aufgenommen sind. Einige weitere Arbeiten, die mir diesmal nicht rechtzeitig zur Fertigstellung des Manuskripts vorlagen (Maki 1938, Miller 1950, Ritter 1911, Zalokar 1947), sind dabei nicht berücksichtigt; diesbezügliche Hinweise können meiner früheren Darstellung entnommen werden. Die berücksichtigten Angaben betreffen die folgenden Objekte:

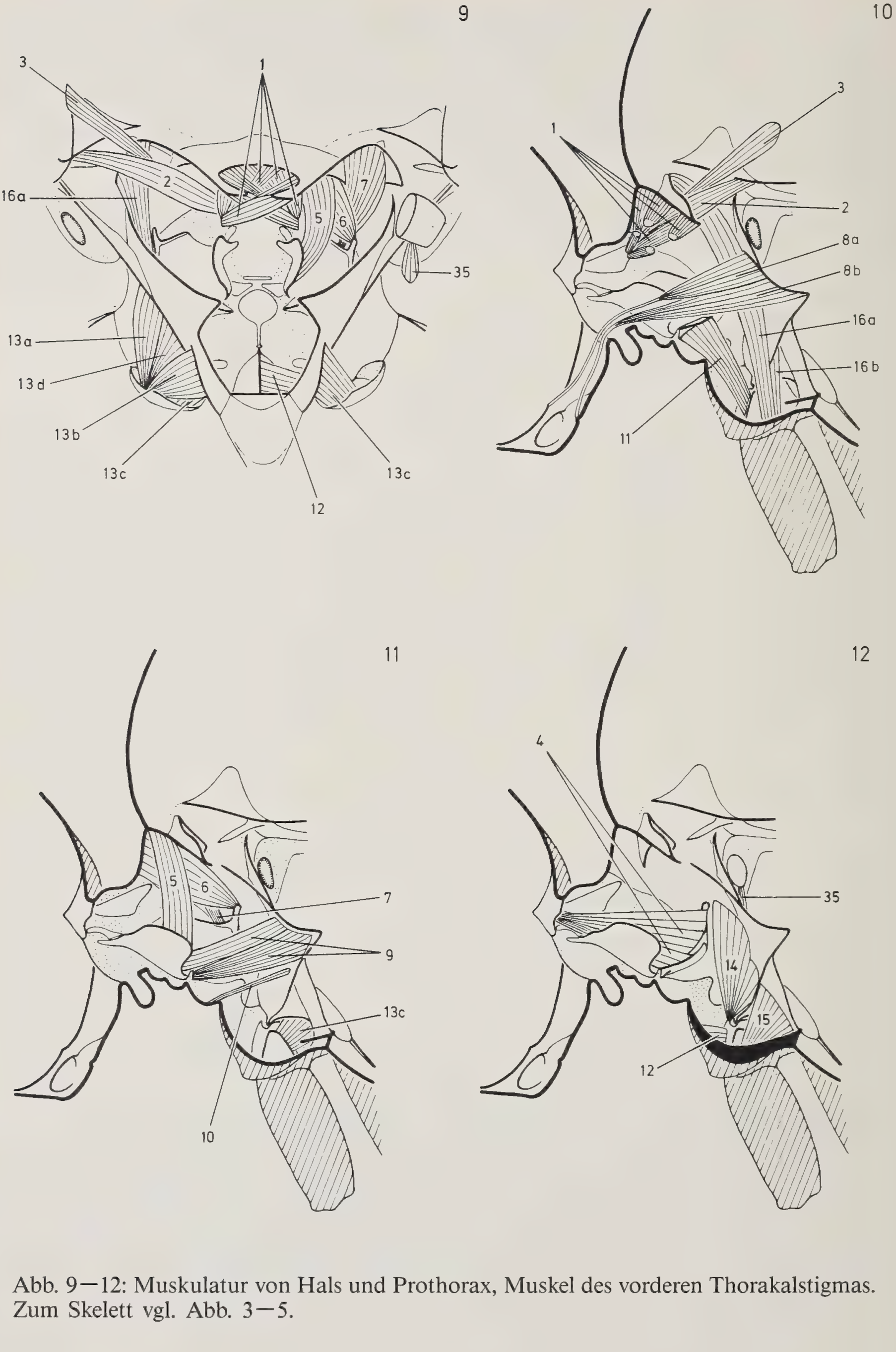

9
3
1
2
16a
5
6
7
35
13a
13d
13b
13c
12
13c
10
1
3
2
8a
8b
16a
16b
11
11
5
6
7
9
13c
10
12
4
35
14
15
12

Abb. 9—12: Muskulatur von Hals und Prothorax, Muskel des vorderen Thorakalstigmas. Zum Skelett vgl. Abb. 3—5.

Snodgrass (1935): Insekten bzw. Pterygoten allgemein;
Bonhag (1949): *Tabanus* (Tabanidae);
Heide (1971): *Calliphora* (Calliphoridae);
Ipe (1968): *Melanagromyza* (Agromyzidae) (Homologisierung auf Grund der vorliegenden Angaben in manchen Fällen unmöglich, in anderen unsicher);
Mickoleit (1962): *Tipula* (Tipulidae);
Mickoleit (1969): Vertreter verschiedener Dipterenfamilien;
Mihályi (1936): *Musca* (Muscidae);
Owen (1977): *Culiseta* (Culicidae);
Smart (1959): *Anisopus* = *Sylvicola* (Anisopodidae);
Zaka-ur-Rab (1970): *Dacus* (Tephritidae).

Schlein (1970) beschreibt die Thoraxmuskulatur von *Musca* (Muscidae), *Glossina* (Glossinidae) und verschiedenen Pupiparen (Hippoboscidae, Streblidae, Nycteribiidae). Er gibt zu jedem Muskel die Nummer und den Namen an, unter denen Bonhag das Homologon bei *Tabanus* beschrieb, und verwendet die Numerierung Bonhags auch in seinen Abbildungen. Es dürfte sich daher erübrigen, die Muskeln Schleins gesondert aufzuführen. Allerdings soll ein Lapsus in seiner Arbeit richtiggestellt werden: Muskel 15 von Bonhag (pleural remotor of the coxa, einem Teil von M. 13 unserer Zählung homolog) ist im Text S. 355 nicht aufgeführt; der unter 15 beschriebene Muskel (pleural abductor of the coxa) entspricht Bonhag 16 (14 unserer Zählung) und nicht, wie angegeben, 15.

Crossley (1978) schließt sich für *Drosophila* (Drosophilidae) der Darstellung Millers (1950) an.

Ein Vergleich mit dem allgemeinen Muskelinventar (Grundplan?) der Pterygoten, wie es von Matsuda (1970) beschrieben wurde, soll nicht versucht werden. Offenbar unterscheidet sich bereits der Grundplan der Dipteren durch eine geringere Anzahl verschiedener Muskeln und infolge von Ursprungs- und Ansatzverlagerungen so stark von diesem Schema, daß eine Zurückführung auf bestimmte Muskeln Matsudas ohne eigene Erfahrungen aus anderen Insektenordnungen problematisch wäre. Es soll aber vermerkt werden, wenn die Ansichten Matsudas über die Homologiebeziehungen zwischen *Tabanus* (Bonhag), *Tipula* (Mickoleit) und *Anisopus* (Smart) von den hier vertretenen Vorstellungen abweichen oder aus anderen Gründen im Rahmen unserer Homologisierungsversuche erwähnenswert erscheinen.

1. Medialer dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Entspringt am medianen Phragma Pro-/Mesonotum, inseriert am Dorsocervicale und überkreuzt sich zum Teil mit dem Muskel der Gegenseite. Nach Ursprungslage und Zugrichtung können vier Portionen unterschieden werden: zwei entspringen an der Fläche, zwei am Horn des Phragmas; je eine zieht zum Cervikalsklerit der gleichen, eine zu dem der anderen Körperhälfte.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: a, b) lateral dorsal muscle of the head and prothorax, 1 ? median dorsal muscle of the head and prothorax
Mickoleit (1962) 1 M. levator capitis prophragmatalis
Owen 1 und 2 Mm. phragmo—occipitales, 3 ? M. phragmo—cervicalis

Matsuda deutet die beiden Muskeln von *Tabanus* unterschiedlich. Das erste Cervicale (Mickoleit) von *Tipula*, hier als Dorsocervicale angesehen, hält er für ein Laterocervicale, und dementsprechend homologisiert er den daran ansetzenden Muskel anders als bei *Tabanus*.

2. Erster lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Ursprung im Caudalwinkel des Humeralcallus an der Außenwand und an der Dorsalseite des Humeropraescutalapodems, Insertion am Dorsocervicale.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: c) lateral dorsal muscle of the head and prothorax
Mickoleit (1962) 3 ? M. cervico—postoccipitalis lateralis

Die Homologisierung des Muskels von *Tipula* ist wegen seines abweichenden Ursprungs unsicher. Matsuda hält das Cervikalsklerit, an dem der Muskel bei *Tipula* inseriert, für ein Laterocervicale und den Muskel für ein Homologon der Muskeln 8 und 9 von Bonhag (5 und 7 unserer Zählung).

3. Zweiter lateraler dorsaler Längsmuskel Kopf/Thorax (Abb. 9, 10): Ursprung am Dach des Mesonotum, Insertion mit Sehne am Dorsocervicale.

Snodgrass A
Bonhag 2 (partim: d) lateral dorsal muscle of the head and prothorax

4. Cervikaler Muskel des Kopfes (Abb. 12, 13): Ursprung am Caudalrand des zweiten Laterocervicale und an der Postcervikalleiste, Insertion an der Postoccipitalleiste. Die Übereinstimmung mit *Empis* ist symplesiomorph; sie entspricht dem mutmaßlichen Grundplan der Empidoidea.

Bonhag 3 und 4 cervical muscles of the head
Ipe 44 (partim: cranialer Abschnitt) ?
Mickoleit (1962) 2 M. cervico—postoccipitalis medialis
Owen 4 und/oder 5 ? M. posterior cervico—occipitalis und/oder M. anterior cervico—postoccipitalis

5. Medialer protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Entspringt an der Anteroventralfläche des medianen Phragmas Pro-/Mesonotum lateral von Muskel 1 und inseriert an der medialen Leiste des zweiten Laterocervicale.

Bonhag 8 inner pleural muscle of the second cervical sclerite

Zur Homologisierung durch Matsuda s. unter Muskel 2.

6. Erster lateraler protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Ursprung am Dach des Antepronotum in dessen medianem Teil (Collare), Insertion an der Spitze des Apodems, in das der Posterolateralwinkel des zweiten Laterocervicale ausgezogen ist. Vielleicht haben sich dieser und der folgende Muskel (7) im Zusammenhang mit erhöhter Beweglichkeit des Halses bei den Brachyceren aus einem einzigen Muskel differenziert.

Snodgrass B ?
Bonhag 5 protergal muscle of the second cervical sclerite
Ipe 43 ?
Mickoleit (1962) 16 ? (partim?) M. pleuro—notalis
Owen 10 ? (partim?) M. anterior pronoto—katepisternalis

Wenn die von Mickoleit und Owen beschriebenen Muskeln (= Snodgrass B) diesem oder/und dem folgenden Muskel homolog sind, bedeutet dies, daß ein ursprünglicher

Verspannmuskel seinen Ansatz vom Proepisternum auf das zweite Laterocervicale verlagert und sich vielleicht zusätzlich in zwei antagonistisch wirkende Muskeln aufgespalten hat (Synapomorphie der Brachyceren?). Ein solcher Wechsel erscheint nicht abwegig, da der Muskel schon bei *Tipula* über eine Verbiegung des Episternum das zweite Laterocervicale bewegt (Mickoleit 1962).

7. Zweiter lateraler protergaler Muskel des zweiten Cervicale (Abb. 9, 11): Ursprung an der Transpronotalleiste, sowohl am aufsteigenden Ast als auch an der Basis des absteigenden Astes, dessen freie Kante von Muskel 16a eingenommen wird; Insertion an der Lateralkante des zweiten Laterocervicale. Der Ursprung ist nach der Auffassung von Matsuda (1970) und Ahmed (1982) dem Antepronotum zuzurechnen; abweichend von meiner früheren Vorstellung deute ich daher den Muskel als protergal. Dies erleichtert die Annahme einer gemeinsamen Herkunft mit Muskel 6 (s. dort).

Snodgrass B ?
Bonhag 9 outer pleural muscle of the second cervical sclerite
Ipe 43 ?
Mickoleit (1962) 16 ? (partim?) M. pleuro—notalis
Owen 10 ? (partim?) M. anterior pronoto—katepisternalis

Zur Homologisierung s. unter den Muskeln 2 und 6.

8. Ventrale Längsmuskeln Kopf/Thorax (Abb. 10): Zwei ungeteilte Muskeln mit Ursprung am Innenskelett des Prothorax (Prosternalapophyse?) und Insertion mit langen Sehnen im Bereich des Kopfes. 8a ist dicker und etwas bauchig, entspringt weiter dorsolateral und inseriert am Tentorium; 8b ist flach, dreieckig, breiter und länger und inseriert mit entsprechend kürzerer Sehne an einem unpaaren Höcker in der Medianen der Subgenalbrücke (s. auch Abb. 2).

Hinsichtlich der Insertion der Sehne von Muskel 8b entsprechen *Microphor* und *Empis* dem Grundplan einer größeren Gruppe, der auch *Rhagio* angehört (Grundplan der Brachyceren?). Ob die abweichenden Verhältnisse bei *Tabanus* (nach Bonhag) sich aus diesem Zustand entwickelt haben, kann ohne die Kenntnis weiterer „niederer Brachyceren" nicht beurteilt werden. Eine Nachuntersuchung von *Sciapus* (Muskeln und Skelett) und *Argyra* (nur Mazerationspräparate, in denen aber die Sehnen erhalten sind) ergab, daß auch bei ihnen der Insertionspunkt in der Medianen cranial vom Hinterrand der Subgenalbrücke, wenn auch näher bei diesem, liegt; dort ist ein weniger deutlicher, aber immerhin erkennbarer Höcker ausgebildet⁴).

---

⁴) Meine Angabe (1971), die Sehne setze am Rand der Kopfkapsel, also am Hinterrand der Subgenalbrücke, an, beruht offensichtlich auf einem Beobachtungsfehler, der sich daraus ergab, daß die Sehne beim Eintritt in den Kopf der ventralen Körperwand dicht anliegt und bei der Sektion leicht abreißt. Ob bei *Hydrophorus* abweichende (autapomorphe) Verhältnisse herrschen, kann ohne eine erneute Untersuchung der Muskulatur nicht entschieden werden; nach dem Skelett zu urteilen, erscheint es naheliegend, den Ansatz der Sehne am Hinterrand zu vermuten, der mit einem unpaaren dreieckigen, in das Kopfinnere vorgewölbten Fortsatz in die Halshaut vorspringt.

Snodgrass H
Bonhag 10 und 11 ventral longitudinal muscles
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 4 M. depressor capitis furcalis medialis
Owen 6 und 7 Mm. sternal apophyso—tentoriales

9. Prosternale Cervikalmuskeln (Abb. 11): Zwei Muskelbündel, die die mediale Leiste des zweiten Laterocervicale und das Medialende des Postcervicale mit dem prothorakalen Innenskelett (Prosternalapophyse?) verbinden. Im Ansatz eines Bündels am Postcervicale unterscheidet sich *Microphor* von den bisher untersuchten Empididen und Dolichopodiden sowie von *Tabanus* (nach Bonhag) und *Rhagio.* Vermutlich liegt eine Autapomorphie vor.[5]

Snodgrass H
Bonhag 6 und 7 prosternal muscles of the second cervical sclerite
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 5 M. depressor capitis furcalis lateralis
Owen 8 und 9 Mm. sternal apophyso—cervicales

10. Ventraler Längsmuskel des Prothorax (Abb. 11): Ein dünner Muskelstrang, der vom prothorakalen Innenskelett (Prosternalapophyse?) zum Seitenrand der Sella zieht.

Snodgrass H
Ipe 44a ?
Mickoleit (1962) 17 M. sterno—furcalis

11. Cervikaler Promotor der Procoxa (Abb. 10, 13): Ein kräftiger, annähernd parallelfaseriger Muskel, der einerseits am Postcervicale, andererseits an der Basicosta der Vorderhüfte ansetzt.

Snodgrass 1M ?
Bonhag 17 postcervical promotor of the coxa
Ipe 44 (partim: caudaler Abschnitt) ?

12. Sternaler Promotor der Procoxa (Abb. 9, 12): Entspringt am Prosternalgrat und inseriert an der Basicosta der Vorderhüfte.

Snodgrass K
Bonhag 12 sternal promotor of the coxa
Mickoleit (1962) 6 M. promotor coxae sternalis
Owen 15 M. preepisterno—coxalis

13. Sternaler Remotor der Procoxa (Abb. 9, 11): In vier Bündel gesondert, drei deltaförmige (a, b, d) und ein annähernd parallelfaseriges (c), das cranial von b entspringt. Ursprung an der Caudalseite des prothorakalen Innenskeletts, ver-

---

[5] *Hydrophorus* hat nach meinen früheren Angaben nur einen Muskel 9. Im Bereich des vorderen Ansatzes ist aber ein schwaches Bündel abgesondert, das am zweiten Laterocervicale weiter lateral inseriert.

mutlich dem Pleuralarm (a, d) und der Sternalapophyse (b, c) zuzuordnen; Insertion an der Basis der Vorderhüfte dicht hinter der Gelenkgrube (von vorn nach hinten d, b, a) und entlang der Merocosta (c).

Nach ihrer Lage und Ausdehnung sind a und d gemeinsam dem Bündel a der Dolichopodiden homolog. Es ist nach wie vor unbekannt, wie der Muskel im Grundplan der Empidoidea beschaffen ist. Wenn ursprünglich ein einziger oder (wie Bonhag für *Tabanus* annimmt) zwei verschiedene Muskeln vorlagen, könnte in der Absonderung eines cranialen Bündels (c) eine synapomorphe Übereinstimmung mit den Dolichopodiden bestehen. Man kann sich vorstellen, daß durch die Differenzierung des Bündels 13c, das als sekundärer Adduktor wirkt, der primäre sternale Adduktor (Muskel 15) entlastet und seine Rückbildung bei den Dolichopodiden ermöglicht wurde.

Snodgrass L
Bonhag 15 und 13 pleural and sternal remotors of the coxa
Mickoleit (1962) 7 M. remotor coxae furcalis
Owen 16 M. sternal apophyso—coxalis

Matsuda hält Muskel 15 von Bonhag, der nach seiner Ursprungsfläche unserem Bündel 13a (und d?) entspricht, für serial homolog mit dem tergalen Beinremotor des Mesothorax (Muskel 30 unserer Zählung).

14. Pleuraler Muskel der Procoxa (Abb. 12): Ursprung breit gefächert an der Cranialseite des prothorakalen Innenskeletts (wahrscheinlich größtenteils dem Pleuralarm zuzurechnen) und der angrenzenden Außenwand (Antepronotum nach Matsuda); Insertion an der Lateralseite des Fortsatzes vor der Gelenkgrube der Procoxa.

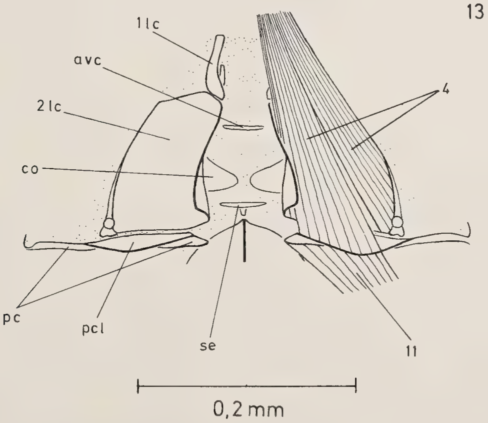


Abb. 13: Halsregion in dorsaler Innenansicht, links Skelett, rechts mit Muskeln.

Snodgrass 2M
Bonhag 16 pleural abductor of the coxa
Mickoleit (1962) 9 M. abductor coxae pleuralis
Owen 14 M. episternal apophyso—lateral coxal condylaris

15. Sternaler Adduktor der Procoxa (Abb. 12): Ursprung an der Cranialfläche von Prosternalapophyse und Sternocosta, mit einer oder wenigen Fasern auf das Caudalende des Prosternalgrats unmittelbar hinter Muskel 12 übergreifend[6]; Insertion am medialen Proximalrand der Procoxa. Dieser Muskel fehlt den Dolichopodiden.

Snodgrass N
Bonhag 14 sternal adductor of the coxa
Mickoleit (1962) 8 M. adductor coxae furcalis

16. Extracoxaler Depressor des Protrochanter (Abb. 9, 10, 15): Zwei Äste, ein langer tergaler oder pleuraler (a) und ein kurzer sternaler (b). 16a entspringt an der höchsten Stelle und am absteigenden Ast der Transpronotalleiste, 16b an Ventralkante und Cranialfläche der Prosternalapophyse. Beide inserieren zusammen mit den coxalen Strängen, die nicht Gegenstand dieser Untersuchung sind, mit einer gemeinsamen Sehne an einem Apodem (Depressorapodem) an der ventralen Basis des Protrochanter.

Snodgrass P
Bonhag 19 (partim: a, b) depressor of the trochanter (= 16a)
Mickoleit (1962) 10 und 12 Mm. depressores trochanteris pleuralis cranialis et furcalis (= 16a und 16b)
Owen 12 M. episternal apophyso—trochanteralis (= 16a), 11 ? M. posterior pronoto—trochanteralis (abgespalten von 16a?), 13 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 16b)

Mickoleit beschreibt neben dem sternalen Ast (12) zwei pleurale Äste, einen vorderen (10) und einen hinteren (11). Nach seinem Verlauf cranial vom Pleuralarm kann der vordere Ast mit beiden Ästen Bonhags und unserem 16a homologisiert werden, während der hintere, caudal vom Pleuralarm gelegen, den untersuchten Empidoidea und vielleicht allen Brachyceren fehlt. Matsuda deutet den vorderen pleuralen Ast Mickoleits als pleural, den hinteren und beide Äste Bonhags als tergal. Ist die Transnotalleiste eine tergale Bildung, wie Matsuda annimmt, so muß unser Muskel 16a ebenso wie die beiden Äste Bonhags tatsächlich als tergal angesehen werden.

17. Medialer dorsaler Längsmuskel des Mesothorax (Abb. 14, Konturen durch unterbrochene Linien angedeutet): Verbindet den gewölbten anteromedialen Teil des Mesoscutum mit dem medialen Teil von Postnotum und Phragma Meso-/Metanotum.

Snodgrass mA
Bonhag 27 longitudinal dorsal muscle

---

[6] Auch bei *Empis* (nachuntersucht) reicht der Ursprung mediad über die Sternocosta bis zum Sternalgrat, ohne aber auf diesen überzugreifen.

Ipe 17A—F dorsal longitudinal muscles
Mickoleit (1962) 29 M. dorsalis rectus
Mihályi dlm dorsale Längsmuskeln
Owen 47 und 48 Mm. phragmo—scutalis et postnoto—scutalis
Smart 1 dorsal longitudinal (indirect flight) muscle

18. Lateraler dorsaler Muskel des Mesothorax (Abb. 14): Verbindet den posterolateralen Teil des Mesocutum mit dem lateralen Teil des Phragmas Meso-/Metanotum.

Snodgrass lA
Bonhag 28 oblique dorsal muscle
Ipe 18A—C lateral oblique muscles
Mickoleit (1962) 30 M. dorsalis obliquus
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Smart 2 oblique dorsal (indirect flight) muscle

53. Intrascutellarmuskel (Abb. 14): Ein unpaarer Muskel, der innerhalb des Scutellum entlang der gewölbten Rückwand verläuft und die linke und die rechte Anterolateralecke miteinander verbindet.⁷)

Dieser Muskel gehört sicher zum Grundplan der Empidoidea und ist offenbar bei den Dipteren weit verbreitet. Bei *Culiseta* ist er ebenfalls unpaar und durchzieht das Scutellum in Querrichtung (Owen 1977). *Musca domestica*, *Stomoxys calcitrans* und *Fannia canicularis* (Muscidae, alte Schnittserien) besitzen einen paarigen Muskel, der auf den lateralen Teil des Scutellum beschränkt ist. In gleicher Anordnung findet er sich bei *Drosophila* nach Rizki (1978), der den Muskel als akzessorisches pulsierendes Organ deutet (scutellar pulsatile organ).

Owen 55 M. scutello—scutellaris

19. Vorderer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (Abb. 14, 15): Verbindet den anterolateralen Teil des Mesoscutum mit dem Praemesepisternum.

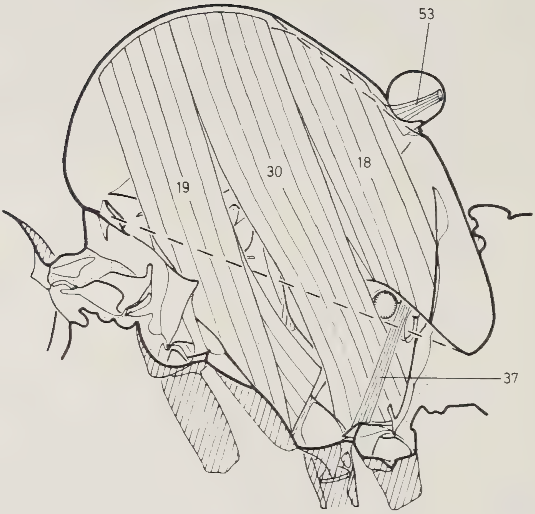
Snodgrass C
Bonhag 29 first dorsoventral muscle
Ipe 19A—B tergosternal muscles
Mickoleit (1962) 27 M. sterno—notalis
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Owen 49—51 Mm. furcopleural apodemo—scutalis, preepisterno—scutalis et precoxal apodemo—scutalis
Smart 4 tergosternopleural (indirect flight) muscle

20. Vorderer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Setzt einerseits am Basalarapodem, andererseits an der Ventralseite des Humeropraescutalapodems und der angrenzenden Fläche des Praescutum an.

---

⁷) Im Rahmen einer Nachuntersuchung von *Argyra*, *Sciapus* und *Empis* war bei allen drei Arten ein Muskel in gleicher Lage zu finden. Ich hatte ihn bei meinen früheren Untersuchungen übersehen; die Arbeit Owens veranlaßte mich, danach zu suchen.

14


53
30
18
19
37

15

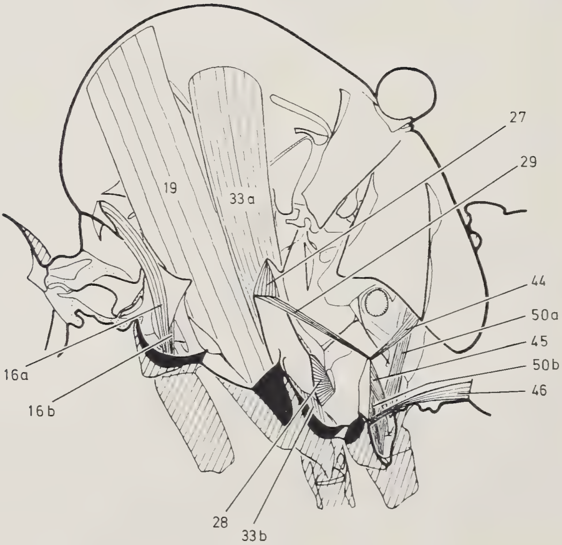
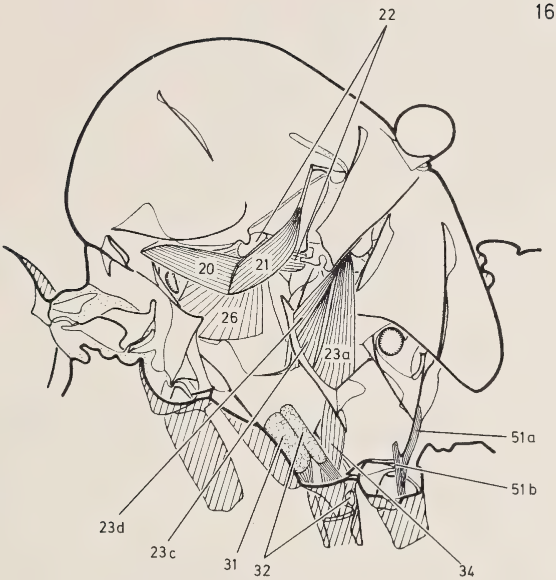
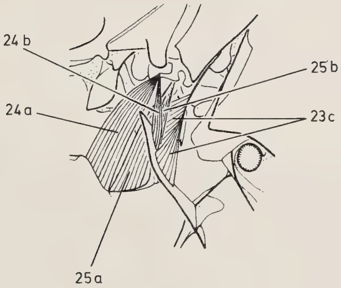

27
29
19
33 a
44
50a
45
50b
46
16a
16b
28
33b

Abb. 14—17: Muskulatur des Mesothorax und einzelne Muskeln des Pro- und des Metathorax. Zum Skelett vgl. Abb. 5 und 6.

16



17



Bei *Empis* (nachuntersucht) herrschen im Prinzip die gleichen Verhältnisse, der vordere Ansatz greift aber vom Praescutum auf die Praescutalleiste über. Bei den Dolichopodiden ist das Praescutum reduziert, und der Muskel setzt zumindest überwiegend an der Praescutalleiste, seine vordersten Fasern an einem gesonderten Praescutalapodem an. Die Feststellung Mickoleits (1969), daß der Muskel bei den Mecopteren und Dipteren lateral der Praescutalleiste inseriere, trifft demnach nicht auf alle, vielleicht aber auf den Grundplan der Empidoidea zu.

Snodgrass 1B (Mickoleit 1969)
Bonhag 31 anterior tergal muscle of the basalare
Heide b1
Ipe 21 ? second epipleural muscle
Mickoleit (1962) 44 M. scuto—basalaris cranialis
Mickoleit (1969) 1 Basalare—Praealare-Muskel
Mihályi E1 Extensor
Owen 64 M. prescuto—basalar apodemalis
Smart 8a anterior episternal basalar muscle

21. Hinterer tergaler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Ansatz einerseits am Basalarapodem, andererseits mit langer Sehne am Scutalapodem.

Snodgrass 2B
Bonhag 32 posterior tergal muscle of the basalare
Heide b3
Ipe 24 ? posterior axillary muscle
Mickoleit (1962) 45 und 46 Mm. scuto—basalares caudalis et profundus
Mickoleit (1969) 2 Basalare—Scutum-Muskel
Mihályi R1 Retractor
Owen 65 M. scutellar ridgo—basalar apodemalis
Smart 7a (= 8c) tergobasalar muscle

Der Muskel Smarts und Muskel 46 von Mickoleit (1962) haben ihren tergalen Ansatz am Rand des vorderen Tergalhebels vor dem Flügelgelenk. Dies scheint dem Grundplan der Dipteren zu entsprechen (Vergleich mit anderen Ordnungen, Abbildungen bei Mickoleit 1969). Bei *Culiseta* (nach Owen) ist der tergale Ansatz caudad verlagert. Bei *Tipula* hat der Muskel sich offenbar in zwei geteilt und einer von beiden (45) seinen Ansatz weiter auf die Fläche des Scutum und nahe an das Medialende des Tergalspalts verlagert. Dieser Muskel 45 entspricht damit weitgehend dem der Brachyceren, nur daß es noch nicht zur Ausbildung einer Sehne und eines Scutalapodems (Synapomorphie der Brachyceren, Mickoleit 1969) gekommen ist. Matsuda homologisiert Muskel 45 von Mickoleit ebenfalls mit dem Muskel Bonhags und hält es für möglich, daß der Muskel Smarts beiden entspricht. Eine Gleichsetzung mit Mickoleit 46 zieht er weder für die einen noch für den anderen in Betracht.

22. Muskel des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (Abb. 16): Ursprung an der Basis des pleuralen Flügelgelenkfortsatzes (hinteres Anamesepisternum), Insertion mit Kappensehne am Praealarapodem.

Snodgrass 3B
Bonhag 42 tergal muscle of the pleural wing process
Heide tp
Mickoleit (1962) 42 M. pleuro—tergalis condylaris
Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste—Subtegula-Muskel
Mihályi D1 und D2 Direktoren
Owen 56 M. prealar apophyso—pleural ridgalis
Smart 7b tergopleurosulcal muscle

23. Muskeln des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes (Abb. 16, 17): Drei Muskeln mit Insertion am hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz: a entspringt an Mesopleuralleiste und Transepimeralleiste, d am dorsalen Pleuralarm, c an

der Außenwand des dorsalen Epimerum[8]) und der Pleuralleiste einschließlich der angrenzenden Fläche des Pleuralarms, wo er sich zwischen a und d schiebt. Die Fasern von c heften sich an eine Sehne am Caudalrand des Muskels an; diese setzt sich in einer langen freien Sehne fort, an der zunächst d und kurz vor der Insertion am Gelenkfortsatz auch a ansetzen.

23a ist den Muskeln a und b der Dolichopodiden homolog; offenbar ist es bei *Microphor* noch nicht zur Absonderung eines lateralen Bündels (b) gekommen, die auch bei den Dolichopodiden so undeutlich sein kann, daß Zweifel an der Eigenständigkeit eines Muskels b berechtigt erscheinen. 23c entspricht Muskel c der früher behandelten Empididen und Dolichopodiden, und Muskel d findet sich in gleicher Lage bei *Sciapus* (nachuntersucht), wo er allerdings eine eigene Sehne ausbildet, während er den übrigen untersuchten Dolichopodiden fehlt. Stichproben an *Trichinomyia* und *Hybos* ergaben in beiden Fällen drei Muskeln, a, c und d, in gleicher Anordnung wie bei *Microphor* und *Sciapus*. Bei *Empis* und *Wiedemannia* sind nur zwei Muskeln, a und c, zu unterscheiden; c ist flach und entspringt nur an der Außenwand des dorsalen Epimerum; a entspringt an Pleuralleiste und Pleuralarm, bei *Empis* auch an der Transepimeralleiste[9]).

Die neuen Befunde an *Microphor*, *Trichinomyia* und *Hybos* machen meine frühere Annahme, Muskel d von *Sciapus* sei innerhalb der Dolichopodiden apomorph, unwahrscheinlich; vielmehr dürfte er bei den unmittelbaren Vorfahren der Dolichopodiden vorhanden gewesen und erst im weiteren Verlauf der Phylogenese verlorengegangen sein. Offen bleibt, ob er zum Grundplan der Empidoidea oder nur zum Grundplan einer Teilgruppe gehört, die die Hybotiden, Microphoriden und Dolichopodiden (und weitere?) umfaßt. Im ersten Fall wäre er bei *Empis* und *Wiedemannia* als selbständiger Muskel verlorengegangen, was eine Stütze für die Monophylie der Empididae sensu Chvála 1983 (Empidoinea sensu Hennig 1970) sein könnte. Es wäre denkbar, daß d sich nach Rückzug des Muskels c von der Pleuralleiste wieder mit a vereinigt hat, denn a ist bei *Empis* (nachuntersucht) am Ursprung sehr breit, reicht auf der Pleuralleiste weit dorsad und umfaßt auch den Bereich, der sonst von Muskel d eingenommen wird. Im zweiten Fall wäre der gemeinsame Besitz von Muskel 23d ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft der Microphoriden und Dolichopodiden mit den Hybotiden und damit eine Stütze für die Monophylie der Ocydromioinea im Sinne Hennigs 1970 und 1971 (mit oder ohne Atelestidae?). Wie aus den vorstehenden Überlegungen ersichtlich, kann von den Muskeln 23 ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Empidoidea erwartet werden. Voraussetzung ist aber die Untersuchung weiterer Vertreter, um Klarheit über den Grundplan der Gruppe zu gewinnen und Fehlerquellen auf Grund etwaiger Konvergenzen oder Parallelentwicklungen auszuschließen. Zur Phylogenese der Dolichopodiden kann vielleicht die Abspaltung eines Bündels b von Muskel a Aufschlüsse bringen. Dabei ist aber zu beachten, daß die Abgliederung mehr oder weniger undeutlich sein kann (abhängig vom Kontraktionszustand?) und daß andererseits eine Abgliederung durch Spaltung bei der Präparation vorgetäuscht werden kann. Wie die Praxis ergab, ist das Risiko derartiger Sektionsartefakte größer als ich bisher annahm.

---

[8]) Muskel 23c entspringt bei *Argyra* ebenfalls an der Pleuralleiste und am dorsalen Epimerum (Anepimerum, nicht Anepisternum, Ulrich 1971, Lapsus).

[9]) Meine anderslautenden Angaben 1971 über *Wiedemannia* widersprechen den damaligen Beobachtungsprotokollen und beruhen offenbar auf einem Lapsus. Eine Nachuntersuchung war wegen Materialmangels nicht möglich.

Snodgrass 4B
Bonhag 36—38 pleural muscles of the fourth axillary sclerite and the posterior notal wing process
Heide hg1—4
Ipe 22 tergopleural muscle, 25 coxo—tergal muscle
Mickoleit (1962) 38—40 Mm. pleuro—metapterales
Mickoleit (1969) 5 Pleuralleiste—tergaler Gelenkfortsatz-Muskel = Pleuralleiste—Scutum-Muskel
Mihályi R6—8 Retractoren
Owen 57—60 Mm. anepimeral ridgo—parascutellares lateralis et medialis, Mm. pleural ridgo—parascutellares ventralis et dorsalis
Smart 9ci (= 7c) und 9cii axillary muscle of 4th sclerite

Matsuda verwechselt den hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatz von *Tabanus* und *Musca,* den Bonhag und Mihályi richtig deuteten, mit dem hinteren Tergalhebel (postmedian notal process). Dadurch kommt er zu der irrigen Annahme, die Muskeln 36 und 38 Bonhags hätten ihre Insertion verlagert.

24. Muskeln des ersten Pterale im Mesothorax (Abb. 17): Zwei Muskeln, die mit kurzen, vor dem Ende zusammenlaufenden Sehnen an der Spitze eines Apodems des ersten Pterale inserieren: a entspringt am vorderen Anamesepisternum, b an der Caudalfläche des dorsalen Mesopleuralarms lateral (basal) von Muskel 23d. Die Abbildungen geben Form und Lage der Muskeln und des Pterale bei dorsad aufgestelltem Flügel wieder. Ist der Flügel gesenkt, so weist das Apodem mit seiner Spitze posterodorsad, und die Muskeln sind in die Länge gestreckt, a etwa auf das Eineinhalbfache, b auf das Doppelte.

In der Insertion beider Muskeln am gleichen Punkt unterscheidet *Microphor* sich von den Dolichopodiden, Hybotiden und *Wiedemannia* (Nachuntersuchung von *Argyra*, *Sciapus*, *Trichinomyia* und *Hybos*). Bei ihnen inserieren die Muskeln durch einen Zwischenraum getrennt, a an der Spitze des Apodems, b weiter basal. Dies entspricht vermutlich dem Grundplan der Empidoidea. Bei *Empis* (nachuntersucht) [10]) bildet a eine kurze, aber breite Sehne aus, die sich auf der zweiten Hälfte ihres Verlaufs mit der ebenfalls kurzen Sehne von b zu einem noch breiteren Band vereinigt; die Insertion am ersten Pterale ist dementsprechend in die Länge gezogen und beschränkt sich nicht auf die Spitze des Apodems. *Empis* unterscheidet sich damit nicht nur vom mutmaßlichen Grundplan, sondern auch von *Microphor*, ihr Befund könnte theoretisch von beiden abgeleitet werden. Wenn aber die Annahme richtig ist, daß die Empididen (mit Einschluß der Clinocerinae) monophyletisch sind, bedeutet dies, daß die beiden Muskeln auch im Grundplan dieser Familie getrennt inserieren. Synapomorphie mit *Microphor* ist dann ausgeschlossen.

---

[10]) Berichtigung zu Ulrich 1971

Snodgrass 4B
Bonhag 34 pleural muscle of the first axillary sclerite
Heide I1 und I2
Ipe 21 ? second epipleural muscle (= 24a?), 23 ? anterior axillary muscle (= 24b?)
Mickoleit (1962) 33 und 34 Mm. pleuro—propterales
Mickoleit (1969) 4b und 4a Anepisternum—1.Pterale-Muskel und Pleuralarm—1.Pterale-Muskel = Derivate des Pleuralarm—Scutum-Muskels
Mihályi D3 und D4 Direktoren
Owen 63 M. precoxal apodemo—first axillaris (bzw. axillaryalis) (= 24a)
Smart 9ai und 9aii axillary muscle of 1st sclerite

25. Muskeln des dritten Pterale im Mesothorax (Abb. 17): Zwei Muskeln (oder Bündel eines Muskels), die mit gemeinsamer Sehne am dritten Pterale ansetzen: a entspringt am vorderen Anamesepisternum caudal von Muskel 24a, b an der dem dorsalen Epimerum zugewandten Fläche der Mesopleuralleiste sowie an der Epimerum-Außenwand cranial von Muskel 23c.

Auch bei *Sciapus* und *Hybos* (beide nachuntersucht) hat ein Teil der Fasern von 25b seinen Ursprung an der Außenwand des dorsalen Epimerum. Meine frühere Aussage, nach welcher der Muskel nur an der Pleuralleiste oder an Pleuralleiste und Pleuralarm entspringen soll (für *Argyra* und *Empis* durch Nachuntersuchung bestätigt[11])), läßt sich demnach nicht verallgemeinern.

Snodgrass D
Bonhag 35 pleural muscle of the third axillary sclerite
Heide III1 und III2—4
Ipe 24 ? posterior axillary muscle (= 25a?)
Mickoleit (1962) 35—37 Mm. pleuro—mesopterales
Mickoleit (1969) 6 und 7 Anepisternum—(bzw.Episternum—)3.Pterale-Muskel und Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel
Mihályi R2 und R3—5 Retractoren
Owen 62 und 61 Mm. pleural ridgo—calypterales anterior et posterior
Smart 9bi—iii axillary muscle of 3d sclerite

26. Pleuraler Muskel des Basalare im Mesothorax (Abb. 16): Ein breit gefächerter Muskel, dessen Ursprung den größeren Teil des vorderen Anamesepisternum einnimmt; Insertion an der Basis des Basalarapodems.

Snodgrass 1E'
Bonhag 33 pleural muscle of the basalare

---

[11]) Für die übrigen damals untersuchten Arten wäre diese Angabe nachzuprüfen, da eine etwaige Verbindung mit der Außenwand bei der vorwiegend angewandten Sektion von der Medialseite übersehen worden sein kann.

Heide b2
Ipe 20 ? first epipleural muscle
Mickoleit (1962) 31 M. praecoxo—basalaris
Mihályi E2 Extensor
Smart 8b inferior episternal basalar muscle

Smart homologisiert diesen Muskel mit 2E' und Muskel 20 mit 1E' des Grundschemas von Snodgrass. Wenn 20 in Übereinstimmung mit Mickoleit (1969) als Muskel 1B von Snodgrass gedeutet wird, dürfte für den vorliegenden Muskel die Homologisierung mit 1E' wahrscheinlicher sein.

27. Oberer Pleurosternalmuskel des Mesothorax (Abb. 15): Ein breiter, kräftiger Muskel, der die Mesosternalapophyse und den dorsalen Mesopleuralarm miteinander verbindet.

Snodgrass G
Bonhag 40 anterior pleurosternal muscle
Heide ps1
Ipe 26 pleuro—sternal muscle
Mickoleit (1962) 47 M. furco—pleuralis dorsalis
Mihályi Zwischenmuskel
Owen 25 M. pleural armo—apophyseal cupalis
Smart 11a superior pleurosternal muscle

28. Unterer Pleurosternalmuskel des Mesothorax (Abb. 15): Zieht vom breiteren Ansatz an der Mesosternalapophyse konvergierend zum ventralen Mesopleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 41 posterior pleurosternal muscle
Heide ps2
Mickoleit (1962) 48 M. furco—pleuralis ventralis
Owen 26 M. postcoxal apodemo—apophyseal cupalis
Smart 11 b inferior pleurosternal muscle

29. Ventraler Längsmuskel Meso-/Metathorax (Abb. 15): Verbindet die Sternalapophyse des Mesothorax mit der des Metathorax.

Snodgrass H
Bonhag 43 ventral longitudinal muscle
Ipe 33 ventral longitudinal muscle
Mickoleit (1962) 41 M. mesofurco—metafurcalis
Smart 3 sternal muscle (bei *Anisopus* nicht vorhanden)

30. Hinterer Dorsoventralmuskel des Mesothorax (= tergaler Beinremotor) (Abb. 14): Zieht vom Mesoscutum caudal der Transscutalleiste zum Mesomeron. Die Ansatzfläche am Meron reicht caudad bis zur vereinigten Intersegmental- und Metapleuralleiste und trennt Muskel 49 von der Außenwand.

Snodgrass J
Bonhag 30 second dorsoventral muscle
Ipe 19C—F tergosternal muscles

Mickoleit (1962) 28 M. remotor coxae tergalis
Mihályi dvm (partim) dorsoventrale Muskeln
Owen 52 und 53 M. postcoxal apodemo—scutalis, M. merono—scutalis
Smart 5 tergomeral (indirect flight) muscle

31. Sternaler Promotor der Mesocoxa (Abb. 16): Entspringt am basalen Teil des Mesosternalgrats und inseriert am anteromedialen Proximalrand der Mesocoxa.

Snodgrass K
Bonhag 45 sternal promotor of the coxa
Mickoleit (1962) 18 M. promotor coxae sternalis
Owen 28 M. katepisterno—coxalis
Smart 14a medial (bzw. mesial) sternocoxal muscle

32. Sternaler Remotor der Mesocoxa (Abb. 16): Ursprung am Mesosternalgrat zwischen Muskel 31 und der freien Kante, Insertion an einem kleinen Sklerit, das vom posteromedialen Proximalrand der Mesocoxa abgegliedert ist (rechter Hinweisstrich in Abb. 16).

Bei *Argyra* ist die Insertionsfläche, die an entsprechender Stelle liegt, starr mit dem Hauptsklerit der Coxa verbunden und bildet lediglich einen Vorsprung.

Snodgrass L
Bonhag 44 sternal remotor of the coxa
Ipe 29 ? sternal promotor of the leg
Mickoleit (1962) 19 M. remotor coxae furcalis dorsalis, 20 ? M. remotor coxae furcalis ventralis
Owen 29 ? M. postcoxal apodemo—coxalis
Smart 14b ? posterior sternocoxal muscle

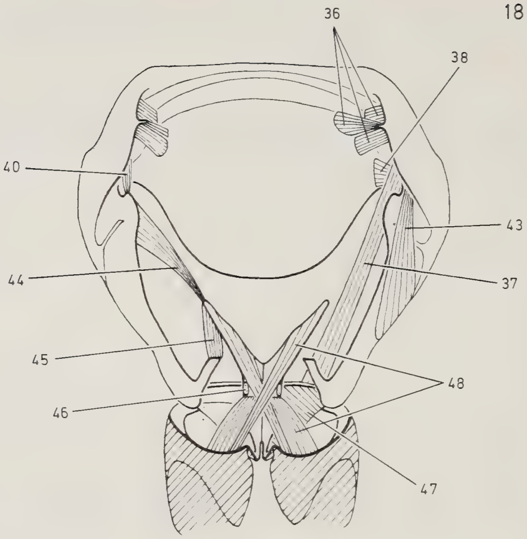
Matsuda ordnet die Muskeln Mickoleits und Smarts drei verschiedenen Muskeln seines Grundschemas zu.

33. Extracoxaler Depressor des Mesotrochanter (Abb. 15): Zwei Äste: ein stark entwickelter tergaler (a), der im lateralen Bereich des Scutum caudal der Transscutalleiste entspringt, und ein sternaler (b) mit Ursprung an der Ventralseite der Mesosternalapophyse. Insertion mit gemeinsamer Sehne, an der auch die coxalen Fasern ansetzen, am Depressorapodem des Mesotrochanter.

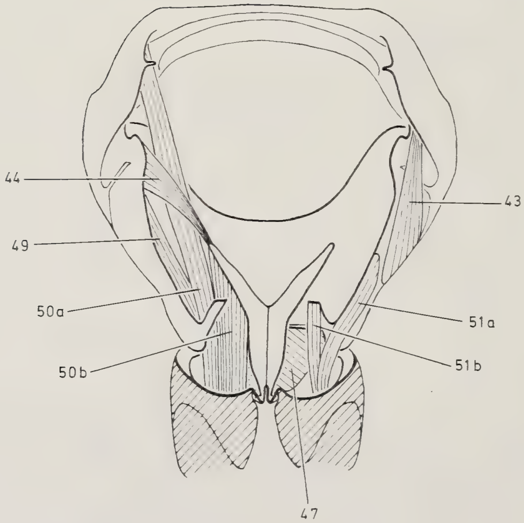
Snodgrass P
Bonhag 46 (partim: a, b) depressor of the trochanter
Heide tt (= 33a)
Ipe 27 tergal promotor of the leg (= 33a), 30 ? sternal remotor of the leg (= 33b?)
Mickoleit (1962) 21 M. depressor trochanteris furcalis (= 33b)
Owen 24 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 33b)
Smart 6 und 12 tergal (TDT muscle) and furcotrochanteral depressor of trochanter muscles (6 = 33a fehlt bei *Anisopus*)

Mickoleit (22 M. depressor trochanteris pleuralis) und Owen (23 M. posterior anepisterno—trochanteralis) beschreiben einen pleuralen Ast; da in beiden Fällen daneben kein tergaler Ast festgestellt wurde, ist Homologie mit dem tergalen Depressor, wie sie Owen annimmt, nicht ganz auszuschließen, wenn auch unwahrscheinlich.

18


36
38
40
43
44
37
45
48
46
47

19


44
43
49
50a
51a
50b
51b
47

34. Extracoxaler Levator des Mesotrochanter (Abb. 16): Ursprung an der Cranialfläche der Mesopleuralleiste im Bereich und oberhalb des ventralen Pleural-

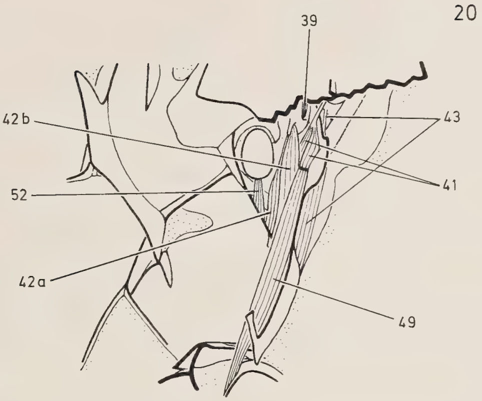


Abb. 18—20: Muskulatur des Metathorax. Skelett wie in Abb. 7 und 8.

arms, Insertion mit kurzer gemeinsamer Levatorsehne an der dorsalen Basis des Mesotrochanter.

Bonhag 47 (partim: a) dorsal levator of the trochanter
Ipe 31 ? pleuro—coxal muscle
Mickoleit (1962) 24 M. levator trochanteris pleuralis
Smart 13a 1st anterior levator of trochanter

35. Occlusor des vorderen Thorakalstigmas (Abb. 9, 12): Ursprung im cranialen, mediad umgebogenen Bereich des vorderen Anamesepisternum, Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenhauptstamms.

Bonhag 26 occlusor of the anterior thoracic spiracle
Owen 21 M. posterior pronotum, epimero—spiracularis

36. Dorsaler Muskel des Metathorax (Abb. 18): Zwei oder drei Muskelstränge, die von der Rückseite des Phragmas Meso-/Metanotum caudad bis laterad zum Metapostnotum ziehen, wo ein Teil der Fasern am Metanotalapodem ansetzt. In der Gestalt unterliegt der Muskel einer beträchtlichen individuellen Variabilität, die auch in Unterschieden zwischen der linken und der rechten Körperhälfte zum Ausdruck kommen kann (s. Abb. 18). Nach dem histologischen Aufbau gehört er dem tubulären Typ an; meine frühere Annahme, er sei als indirekter Halterenmuskel am Abschlag beteiligt, dürfte demnach nicht zutreffen.

Der Ansatz von Fasern dieses Muskels am Metanotalapodem zeigt, daß dieses mit der gleichnamigen Bildung der Dolichopodiden wenigstens teilweise homologisiert werden kann. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob Synapomorphie oder Konvergenz vorliegt. Das Apodem der Dolichopodiden ist abweichend von *Microphor* viel stärker entwickelt und caudad (statt mediad) gerichtet; ferner dient es allen Fasern von Muskel 36 und darüber hinaus auch Muskel 40 als Ansatzpunkt. Geht man aber davon aus, daß das Metanotalapodem der Dolichopodiden sicher nicht in einem einzigen Evolutionsschritt in seiner heutigen Form entstanden ist, so muß man ein Zwischenstadium voraussetzen, das dem Bild von *Microphor* geglichen haben kann. Falls auf Grund weiterer Merkmale nähere Verwandtschaft zwischen beiden angenommen werden kann, gewinnt die Annahme einer Synapomorphie hinsichtlich des Metanotalapodems an Wahrscheinlichkeit. Daß bei *Microphor* an dieser Stelle überhaupt ein Apodem entwickelt ist, erscheint bei Annahme von Konvergenz schwer verständlich, da diesem kleinen Zapfen innerhalb der viel breiteren Muskelansatzfläche kaum eine wesentliche Funktion zukommen kann. Denkbar wäre andererseits, daß das Apodem im Grundplan der Microphoriden stärker entwickelt war und die schwache Ausbildung bei *Microphor* eine Reduktionserscheinung ist. Daß eine Rückbildung dieses Apodems in Einzelfällen möglich ist, zeigt *Achalcus* unter den Dolichopodiden. Die Untersuchung weiterer Gattungen kann zur Lösung dieses Problems vielleicht etwas beitragen. Das Weibchen von *Microphor holosericeus* und das von *M. anomalus* haben ein ebenso schwach entwickeltes Metanotalapodem wie das Männchen, von dem allein Beobachtungen zu den beteiligten Muskeln vorliegen.

Snodgrass mA
Owen 54 M. intersegmental ridgo—phragmalis

37. Dorsoventralmuskel des Metathorax (Abb. 14, 18): Entspringt an der Anterodorsal- und Dorsalfläche der ersten und dritten Praecoxalleiste, zieht allmählich schmäler werdend posterodorsad und inseriert am Metanotum in der Nähe des vorderen tergalen Halterengelenkfortsatzes. Nach dem histologischen Bild gehört der Muskel dem fibrillären Typ an (wie bei *Tipula*, Mickoleit 1962).

Snodgrass C
Bonhag 56 dorsoventral muscle
Mickoleit (1962) 60 M. sterno—notalis
Zaka-ur-Rab 108 indirect levator of the haltere

38. Tergaler Muskel des Basalare im Metathorax (Abb. 18): Zieht vom Ursprung an der Rückseite des Phragmas Meso-/Metanotum unmittelbar cranial von Muskel 37 laterad zum Basalarapodem.

Snodgrass 2B (Mickoleit 1969) oder 1B
Bonhag 59 tergal muscle of the basalare
Mickoleit (1969) 2 Basalare—Scutum-Muskel oder 1 Basalare—Praealare-Muskel
Zaka-ur-Rab 111 second extensor of the haltere

Der Muskel ist das seriale Homologon eines der beiden tergalen Basalarmuskeln im Mesothorax; nach Mickoleit (1969) des hinteren (21), während er nach der Lage seines Ursprungs eher dem vorderen (20) zu entsprechen scheint. Matsuda verwechselt den Muskel Bonhags mit dem folgenden (39) und hält ihn für serial homolog mit unserem Muskel 22.

39. Muskel des pleuralen Halterengelenkfortsatzes (Abb. 20): Verläuft annähernd parallel zu Muskel 37 und anterolateral von diesem. Ventraler Ansatz an einem Apodem der Skleritfläche, die vom Basalare und dem pleuralen Halterengelenkfortsatz gebildet wird, dorsaler Ansatz am Metanotum[12]). Das histologische Bild spricht für die Zuordnung zum fibrillären Typ.

Snodgrass 3B
Bonhag 62 tergal muscle of the pleural wing process
Mickoleit (1962) 64 M. pleuro—tergalis condylaris
Mickoleit (1969) 3 Pleuralleiste—Subtegula-Muskel
Zaka-ur-Rab 116 tergo—pleural muscle

Serial homolog mit Muskel 22. Matsuda deutet den Muskel Mickoleits entsprechend; den Muskel Bonhags hält er für das seriale Homologon von 24b.

40. Hinterer Pleurotergalmuskel des Metathorax (Abb. 18): Verbindet den dorsalen Metapleuralarm mit dem Metanotum.

Bei *Empis* (nachuntersucht) wurde der Muskel in gleicher Lage gefunden[13]). Dies spricht dafür, daß er zum Grundplan der Empidoidea gehört, und zugleich für die Richtigkeit seiner Homologisierung mit dem Muskel Mickoleits. Bei den Dolichopodiden befindet sich sein dorsaler Ansatz an der Spitze des Metanotalapodems, das ebenso wie der dorsale Pleuralarm zu einem caudad gerichteten Stab ausgezogen ist. *Microphor* hat diese Entwicklung nicht mitgemacht; sein dorsaler Pleuralarm ist ähnlich geformt wie bei *Empis* und entspricht vermutlich dem Grundplan der Empidoidea; sein Metanotalapodem ist schwach entwickelt, mediad gerichtet und dient nur einem Teil von Muskel 36 als Ansatzfläche (s. dort).

Snodgrass 4B (Mickoleit 1962)
Mickoleit (1962) 65 M. pleuro—tergalis cristae pleuralis
Mickoleit (1969) 4 Pleuralarm—Scutum-Muskel
Zaka-ur-Rab 115 depressor of the haltere

Seriale Homologa im Mesothorax sind nach Mickoleit (1969) die Muskeln des ersten Pterale (24a und 24b unserer Zählung) und ein weiterer Muskel, der innerhalb der Dipteren nur von Tipuliden und Limoniiden bekannt ist (43 M. pleuro—tergalis cristae pleuralis, Mickoleit 1962).

41. Muskel des dritten Pterale im Metathorax (Abb. 20): In zwei Bündel, ein längeres anterolaterales und ein kürzeres posteromediales, geteilt, die beide an der

---

[12]) Meine Angabe (1971), der tergale Ansatz liege caudal vom vorderen tergalen Halterengelenkfortsatz, bedarf der Nachprüfung. Er liegt nach meinen damaligen Feststellungen an *Argyra* und *Empis* posteromedial bis medial vom tergalen Gelenk, kann aber trotzdem vor dem Gelenkfortsatz liegen, wie von Zaka-ur-Rab angegeben, wenn man berücksichtigt, daß der Gelenkfortsatz schräg von posteromedial nach anterolateral gerichtet ist.

[13]) Von mir (1971) übersehen.

Dorsalseite der Anametepisternalleiste entspringen und mit gemeinsamer Sehne an der caudalen Halterenbasis (Gegend des dritten Pterale) inserieren.

Snodgrass D
Bonhag 60 pleural muscle of the third axillary sclerite
Mickoleit (1962) 63 M. pleuro—mesopteralis
Mickoleit (1969) 6 und/oder 7 Anepisternum—(bzw.Episternum—)3.Pterale-Muskel und/oder Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel
Zaka-ur-Rab 113 und 114 second and third flexors of the haltere

Nach der Lage des Ursprungs bei den Empidoidea, *Rhagio* und *Tabanus* (nach Bonhag), cranial vom First der Pleuralleiste, sollte man den Muskel für das seriale Homologon von 25a halten. Bei *Tipula* entspringt der Muskel aber auf der Caudalseite der Pleuralleiste (Mickoleit 1962), womit er eher 25b zu entsprechen scheint. Mickoleit (1969) homologisiert den Muskel bei den von ihm darauf untersuchten Dipteren (je eine Tipulide, Limoniide und Tabanide) in der Tabelle mit seinem Pleuralleiste—3.Pterale-Muskel (= 25b); in gleichem Sinne äußert sich Matsuda. Dem widerspricht die Angabe im Text Mickoleits (1969), die Haltere der Dipteren sei mit dem Anepisternum—3.Pterale-Muskel (= 25a) ausgerüstet. Der zweiteilige Aufbau des Muskels bei den Brachyceren kann vielleicht als Hinweis darauf verstanden werden, daß ein Bündel dem vorderen (25a), das andere dem hinteren Muskel (25b) des dritten Pterale im Mesothorax serial homolog ist.

Zaka-ur-Rab beschreibt bei *Dacus* einen Muskel des ersten Pterale (113) und vermutet, daß eines der beiden Bündel Bonhags (60a) ebenfalls am ersten Pterale inseriere. Für die Empidoidea (insbesondere *Microphor* nach histologischer Untersuchung) kann dies nicht bestätigt werden, für *Tabanus* ist es angesichts der sorgfältigen Bearbeitung durch Bonhag sehr unwahrscheinlich. Nach Schlein (1970) inserieren auch bei *Musca* und *Glossina* die beiden Bündel mit getrennten Sehnen. Beim Vergleich der Abbildungen Schleins und Zaka-ur-Rabs drängt sich der Gedanke an eine Übereinstimmung auf, die — richtige Beobachtung vorausgesetzt — vielleicht als Synapomorphie (der Cyclorrhaphen, Schizophoren oder einer Teilgruppe?) zu erklären ist.

42. Pleurale Muskeln des Basalare im Metathorax (Abb. 20): Zwei Muskeln mit Ursprung im Bereich des dorsalen Metepisternum und Insertion am Basalarapodem: der craniale (a) entspringt an der Intersegmentalleiste und der angrenzenden Außenwand und inseriert mit langer Sehne an der Spitze des Apodems, der caudale (b) entspringt an der Außenwand und inseriert an der Basis des Apodems. Nach dem histologischen Bild ist a dem tubulären, b dem fibrillären Typ zuzurechnen.

Snodgrass 1E'
Bonhag 57 und 58 pleural muscles of the basalare
Mickoleit (1962) 61 M. pleuro—basalaris
Zaka-ur-Rab 110 first extensor of the haltere

Matsuda gibt den beiden Muskeln Bonhags, die unseren Muskeln a und b entsprechen, eine unterschiedliche Deutung. Der verschiedene histologische Aufbau spricht für die Richtigkeit seiner Annahme. *Tipula* hat nach Mickoleit (1962) nur einen Muskel. Diesen und den vorderen Bonhags (57) betrachtet Matsuda als seriales Homologon des pleuralen Basalarmuskels im Mesothorax (26 unserer Zählung).

43. Muskel des Subalare im Metathorax (Abb. 18, 19, 20): Ursprung an der Caudalfläche der Metapleuralleiste und der angrenzenden Außenwand des Metepi-

merum, Insertion mit kurzer Sehne am Subalare, das sich als schwach sklerotisierte Fläche nur undeutlich gegen die umgebende Membran abhebt. Histologischer Aufbau fibrillär, wie bei *Tipula* (Mickoleit 1962).

Der Muskel ist etwa so stark entwickelt wie bei *Empis* und *Wiedemannia* und hat auch die gleiche Lage auf der Pleuralleiste und zum benachbarten Muskel 51; offenbar entspricht er darin dem Grundplan. Bei den Dolichopodiden ist er stark verkürzt und beschränkt sich auf den Bereich oberhalb des dorsalen Pleuralarms und der Anepisternalleiste.

Snodgrass 1E" oder 3E"
Bonhag 61 pleural muscle of the subalare
Mickoleit (1962) 62 M. pleuro—subalaris
Zaka-ur-Rab 112 first flexor of the haltere

Owen beschreibt drei Halterenmuskeln (44 M. intersegmental ridgo—halteralis, 45 M. pleural and intersegmental apodemo—halteralis lateralis und 46 M. intersegmental apodemo—halteralis medialis), deren Homologisierung ohne eine Nachuntersuchung nicht möglich ist, zumal angenommen werden muß, daß er nur einen Teil der vorhandenen Muskeln erfaßt hat.

44. Oberer Pleurosternalmuskel des Metathorax (Abb. 15, 18, 19): Zieht von der Spitze der Metasternalapophyse breiter werdend zum dorsalen Metapleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 63 anterior pleurosternal muscle
Mickoleit (1962) 66 M. furco—pleuralis dorsalis
Zaka-ur-Rab 117 anterior pleuro—sternal muscle

45. Unterer Pleurosternalmuskel des Metathorax (Abb. 15, 18): Verbindet die Metasternalapophyse mit dem ventralen Metapleuralarm.

Snodgrass G
Bonhag 64 posterior pleurosternal muscle
Mickoleit (1962) 67 M. furco—pleuralis ventralis
Zaka-ur-Rab 118 posterior pleuro—sternal muscle

46. Ventraler Längsmuskel Thorax/Abdomen (Abb. 15, 18): Zieht von der Metafurca zum ersten Abdominalsternit und setzt dort vor und an der Intersegmentalleiste an.[14])

Snodgrass H
Bonhag (nicht benannt, aber Fig. 21 abgebildet)
Mickoleit (1962) 71 M. metafurco—abdominosternalis
Owen 42 M. sternal apophyso—abdominalis

---

[14]) Auch bei den 1971 behandelten Dolichopodiden und Empididen liegt der hintere Ansatz im caudalen Bereich des primären ersten Abdominalsegments. Die sklerotisierte Ansatzfläche ist dort als Prae- oder Intersternit dem zweiten Segment in unterschiedlichem Maße angegliedert und wurde irreführend als „vorderes Sternalsklerit des zweiten Abdominalsegments" bezeichnet.

47. Sternaler Promotor der Metacoxa (Abb. 18, 19): Ursprung am Sternalgrat[15]) und am angrenzenden medioventralen Abschnitt der Intersegmentalleiste (als Praecoxale gedeutet), Insertion am cranialen Proximalrand der Coxa.

Snodgrass K
Bonhag 66 und 67 pleural and sternal promotors of the coxa
Mickoleit (1962) 49 M. promotor coxae sternalis
Owen 36 M. precoxalo—coxalis

Matsuda homologisiert Muskel 66 von Bonhag mit Muskel 52 von Mickoleit (49 unserer Zählung).

48. Sternaler Remotor der Metacoxa (Abb. 18): Ursprung an der Metafurca, Insertion am posteromedialen Rand der Coxa. Ein langer schmaler und ein kürzerer breiter Strang; der lange zieht zur Hüfte der anderen Körperhälfte und kreuzt den entsprechenden Strang der Gegenseite, wobei der von rechts kommende stets caudal vom anderen verläuft.

Auch bei *Hydrophorus* ist ein längeres Bündel abgesondert, das an der Coxa der anderen Seite inseriert, während bei *Argyra* und *Dolichopus* keine Überkreuzung beobachtet wurde. Die Übereinstimmung von *Hydrophorus* mit *Microphor* ist so groß, daß Konvergenz unwahrscheinlich ist; eher ist anzunehmen, daß Symplesiomorphie vorliegt und das Fehlen von Überkreuzung bei einem Teil der Dolichopodiden apomorph ist (synapomorph oder mehrmals konvergent entstanden?). Bei den Empidinae wurden Faserüberkreuzungen festgestellt, die anders aussehen als bei *Microphor*; dagegen kreuzen sich bei *Wiedemannia* keine Fasern. Solange wir nicht wissen, wie der Muskel im Grundplan der Empidoidea beschaffen ist, kann nicht entschieden werden, ob das Vorkommen von Überkreuzungen bei *Microphor* und den Empidinae auf Symplesiomorphie oder auf Konvergenz beruht; Synapomorphie ist unwahrscheinlich. Die Ausbildung bei *Wiedemannia* wäre im ersten Fall als Konvergenz mit *Argyra* und *Dolichopus*, im zweiten als Plesiomorphie zu erklären. Demnach muß in beiden Fällen mit Konvergenzen gerechnet werden.

Snodgrass L
Bonhag 68 sternal remotor of the coxa
Mickoleit (1962) 50 und 51 Mm. remotores coxae furcales
Owen 37 ? M. katepisterno—coxalis

Nach Matsuda ist nur Muskel 50 von Mickoleit dem Muskel Bonhags homolog; Mickoleit 51 hält er für das seriale Homologon von Mickoleit 8 = Bonhag 14 (Muskel 15 unserer Zählung) und Mickoleit 20 (fraglich unter 32).

49. Pleuraler Muskel der Metacoxa (Abb. 19, 20): Entspringt an der Ventralfläche der Anametepisternalleiste und inseriert am anterolateralen Proximalrand

---

[15]) nicht Sternalapophyse (Ulrich 1971, Lapsus)

[16]) *Empis* (nachuntersucht) stimmt mit *Rhagio* darin überein, daß der Ursprung sich sowohl auf die Anepisternalleiste als auch auf die Pleuralleiste erstreckt.

der Coxa. Im Bereich des Mesomeron wird er durch Muskel 30 von der Körperwand getrennt.[16])

Snodgrass M
Bonhag 65 pleural abductor of the coxa
Mickoleit (1962) 52 M. abductor coxae pleuralis

Matsuda deutet die Muskeln Mickoleits und Bonhags verschieden; für das Homologon von Mickoleit 52 hält er Bonhag 66 (zu 47 unserer Zählung).

50. Extracoxaler Depressor des Metatrochanter (Abb. 15, 19): Zwei Äste, ein tergaler (a) mit Ursprung im hinteren Bereich des Metanotum (zum Alinotum gerechnet) und ein sternaler (b) mit Ursprung an der Metasternalapophyse. Insertion über die gemeinsame Depressorsehne am Depressorapodem des Metatrochanter.

Snodgrass P
Bonhag 69 (partim: a, b) depressor of the trochanter
Mickoleit (1962) 54 und 53 Mm. depressores trochanteris tergalis et furcalis
Owen 35 M. sternal apophyso—trochanteralis (= 50b)
Zaka-ur-Rab 109 tergal depressor of the trochanter (= 50a)

Mickoleit (55 M. depressor trochanteris pleuralis) und Owen (34 M. anepisterno—trochanteralis) beschreiben auch einen pleuralen Ast.

51. Extracoxaler Levator des Metatrochanter (Abb. 16, 19): In zwei Äste geteilt: der längere laterale (a) entspringt an der Caudalfläche der Metapleuralleiste, der kürzere mediale (b) am Ende des stabförmigen ventralen Metapleuralarms. Gemeinsame Insertion ohne Sehne an der dorsalen Gelenkmembran Coxa/Trochanter; dort setzen auch die coxalen Fasern des Levators an.

Die Teilung des Muskels in Verbindung mit der stabförmigen Ausbildung des ventralen Pleuralarms ist eine Gemeinsamkeit mit den Dolichopodiden, die sich am besten als Synapomorphie erklären läßt. Der laterale Ast hat bei *Microphor* eine ähnliche relative Länge wie die lateralen Fasern des einheitlichen Muskels von *Empis* und *Wiedemannia* (vgl. Ulrich 1971, Fig. 47 und 48); bei den Dolichopodiden ist er sekundär verlängert und entspringt am Metanotum. Demnach ist es im Verlauf der Evolution zunächst zur Teilung des Muskels und erst nach Abspaltung der Stammart der Microphoriden zur Verlängerung des lateralen Astes gekommen.

Bonhag 72 (partim: a) anterior levator of the trochanter
Mickoleit (1962) 57 M. levator trochanteris pleuralis

52. Occlusor des hinteren Thorakalstigmas (Abb. 20): Ursprung an der Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron, Insertion an der Ventralseite des vom Stigma ausgehenden Tracheenhauptstamms.

Bonhag 55 occlusor of the second thoracic spiracle
Owen 43 M. spiracular sclerito—spiracularis

53. Intrascutellarmuskel (Abb. 14) (ein Muskel des Mesothorax, s. hinter Muskel 18)

Verwertung der Merkmale für die Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen

Bei der Beschreibung der Skelettelemente und der Muskeln wurden bereits die Merkmalsübereinstimmungen von *Microphor* mit anderen Empidoidea herausgestellt und ihre Bewertung als symplesiomorph, synapomorph oder konvergent erörtert. Die festgestellten Übereinstimmungen sollen im folgenden aufgelistet werden, soweit ihre Deutung als Synapomorphie diskussionswürdig erscheint.

Übereinstimmungen mit den Empididen und Hybotiden (alle untersuchten Vertreter):

a) Scutoscutellarnaht (V-Naht) fehlt (Synapomorphie oder Konvergenz?)

Übereinstimmungen mit Hybotiden (Grundplan?):

a) Ventrales Metepisternum klein, caudal niedriger werdend (Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz?)
b) Ähnlicher Gesamthabitus, ähnliche Form der Metapleuralsklerite (Symplesiomorphie, Synapomorphie oder Konvergenz?)

Übereinstimmungen mit dem Grundplan der Hybotiden und dem der Dolichopodiden:

a) Gesonderter anteromedialer Muskel des hinteren tergalen Flügelgelenkfortsatzes (23d) (Symplesiomorphie oder Synapomorphie?)

Übereinstimmungen mit dem Grundplan der Dolichopodiden:

a) Extracoxaler Levator des Metatrochanter (Muskel 51) geteilt — aber nicht verlängert —; Metapleuralleiste an entsprechender Stelle ausgeschnitten, ventraler Metapleuralarm stabförmig (Synapomorphie wahrscheinlich)
b) Metanotalapodem am Ansatz des dorsalen Muskels (36) — aber schwächer entwickelt, quer gestellt und ohne Beziehungen zu Muskel 40 (Synapomorphie wahrscheinlicher als Konvergenz)
c) Vorderes ventrales Cervikalsklerit in Form eines Querstreifens — aber schwächer entwickelt (Synapomorphie oder Konvergenz?)
d) Absonderung eines sekundären Adduktors (13c) vom sternalen Remotor der Procoxa — aber primärer Adduktor (15) erhalten (Symplesiomorphie oder Synapomorphie?)
e) Medianes Phragma Pro-/Mesonotum setzt sich in Transnotalleiste fort, diese am höchsten Punkt scharf umgebogen (Synapomorphie?)

Die Wahrscheinlichkeit von Synapomorphie ist für einen Teil der Übereinstimmungen mit den Dolichopodiden am größten. Soweit *Microphor* Merkmale mit anderen Familien teilt, ist die Bewertung unsicherer. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung sprechen daher am ehesten für nähere Verwandtschaft mit den Dolichopodiden und können als Stütze für die Theorie von Colless und Hennig gewertet werden.

Beim Vergleich mit den Dolichopodiden fällt auf, daß vier der fünf Merkmalskomplexe bei diesen stärker apomorph sind als bei *Microphor.* Offenbar haben die betroffenen Strukturen sich in mehreren Schritten verändert, bis sie den Zustand erreichten, der im Grundplan der rezenten Dolichopodiden gegeben ist. Unter der Voraussetzung, daß die Übereinstimmungen wirklich auf Synapomorphie beruhen, gibt die vorliegende Untersuchung Hinweise, welche Evolutionsschritte vor der Abspaltung der Stammart der Microphoriden und welche erst danach abgelaufen sind. Andere Strukturen entsprechen bei *Microphor* noch dem Grundplan der Empidoidea und haben sich erst später in der Evolution der Dolichopodiden verändert.

Apomorphien im Grundplan der Dolichopodiden, die *Microphor* und anderen Empidoidea fehlen:

a) Extracoxaler Levator des Metatrochanter, lateraler Ast (51a), verlängert und am Metanotum entspringend
b) Metanotalapodem verlängert, caudad gerichtet, dient auch dem hinteren Pleurotergalmuskel (40) als Ansatzpunkt
c) Vorderes ventrales Cervikalsklerit stark entwickelt, seitlich aufgebogen
d) Sternaler Adduktor der Procoxa (15) zurückgebildet
e) Postcervicale mit lang ausgezogenem Apodem
f) Postscutellum als stärker gewölbter Bezirk am Postnotum des Mesothorax
g) Vorderes Anamesepisternum mit linienförmig ausgeprägtem Anepisternaleindruck
h) Dorsales Mesepimerum mit stark sklerotisierter Fläche
i) Ventrales Metepisternum hoch
k) Muskel des Subalare im Metathorax (43) verkürzt
l) Humeral- und Praescutalapodem getrennt
m) Charakteristische Taschenbildung am Schnittpunkt der Intersegmentalleiste Meso-/Metapleuron mit der Transepimeralleiste
n) Zweite Praecoxalleiste entwickelt
o) Hinterer Abschnitt der Sella stark verbreitert
? p) Kehlsack durch Querfurche geteilt (Zusammenhang mit c?)

Die Apomorphien a—d werden als Weiterentwicklungen der Synapomorphien mit *Microphor* gedeutet, die in der vorhergehenden Liste unter den gleichen Kennbuchstaben aufgeführt sind. Die Merkmale a—k sind bei Ulrich 1971 in anderer Reihenfolge und teilweise anders formuliert bereits aufgeführt; ihre Bewertung als apomorph ist durch die neuen Ergebnisse teilweise sicherer geworden. Eine Untersuchung von *Microphorella* und *Parathalassius* wäre von Interesse, um zu ermitteln, ob sie einige der hier genannten Apomorphien mit den

Dolichopodiden teilen.

Die vorliegende Arbeit erbrachte für *Microphor* auch zwei Merkmale, die im Vergleich mit den Dolichopodiden apomoph sind:

a) Einer der beiden prosternalen Cervikalmuskeln (9) inseriert am Postcervicale
b) Die beiden Muskeln des ersten Pterale im Mesothorax (24) inserieren am gleichen Punkt

Untersuchungen an weiteren Gattungen wären wichtig, um zu klären, ob diese Apomorphien auf *Microphor* beschränkt oder innerhalb der Familie weiter verbreitet sind (Synapomorphien der Microphoriden?).

Zusammenfassung

Skelett und Muskulatur des Thorax der Imago von *Microphor holosericeus* (Meigen) werden beschrieben, abgebildet und mit den Befunden einer vorausgegangenen Untersuchung an anderen Empidoidea (Ulrich 1971) verglichen. Der Wert von Merkmalsübereinstimmungen mit Empididen, Hybotiden oder Dolichopodiden für die Rekonstruktion der Phylogenese wird erörtert. Am meisten spricht für nähere Verwandtschaft mit den Dolichopodiden. Hierfür werden fünf Übereinstimmungen angeführt, die mit unterschiedlicher Wahrscheinlichkeit als synapomorph gewertet werden können.

Summary

Skeleton and musculature of the thorax of *Microphor holosericeus* (Meigen) (Diptera, Empidoidea)

Thoracic skeleton and musculature of adult *Microphor holosericeus* are described and figured and compared with those of other Empidoidea as studied in a previous paper (Ulrich, 1971). The phylogenetic significance of various character agreements with Empididae, Hybotidae, or Dolichopodidae is discussed. There is most probability in favour of a close relationship to Dolichopodidae. Apparent synapomorphies shared with these include the following characters (listed in order of decreasing probability): a, the extracoxal levator muscle of hind trochanter is divided into two bundles and, correspondingly, the inferior part of the metapleural ridge ist excised to leave a rodlike ventral pleural arm; b, a metanotal apodeme is developed which is obviously homologous in both although differing in size, orientation, and part of its relations to musculature; c, in the anterior ventral neck membrane there is an unpaired transverse sclerite; d, the transpronotal ridge has a similar course and relation to the median prephragma; e, a muscle acting as a secondary adductor seems to have segregated from the sternal remotor of the procoxa. In four of the five characters stated *Microphor* seems to reflect an early stage in the evolution which has gone even farther in Dolichopodidae.

Literatur

Ahmed, M.A. (1982): The morphology and taxonomic value of thoracic structures in some Brachycera, Diptera. — xviii + 204 S. — Diss. Univ. London.

Allen, A.A. (1963): *Microphor* versus *Microphorus* (Dipt., Empididae). — Ent. mon. Mag. 99: 24.

Bonhag, P.F. (1949): The thoracic mechanism of the adult horsefly (Diptera: Tabanidae). — Mem. Cornell Univ. agr. Exp. Sta. 285: 39 S.

Burck, H.-C. (1973): Histologische Technik. 3. Auflage. — VIII + 205 S., 8 Tafeln. — Thieme, Stuttgart.

Chvála, M. (1981): Classification and phylogeny of Empididae, with a presumed origin of Dolichopodidae (Diptera). — Ent. scand. Suppl. 15: 225—236.

— (1983): The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. — Fauna entomologica scandinavica, Vol. 12: 281 S. — Scandinavian Science Press, Copenhagen oder Klampenborg.

Colless, D.H. (1963): An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. — Proc. linn. Soc. N. S. Wales 88: 320—323.

Crossley, A.C. (1978): The morphology and development of the *Drosophila* muscular system. — In: Ashburner, M., & T.R.F. Wright: The genetics and biology of *Drosophila*, Vol. 2b, 499—560. — Academic Press, London, New York & San Francisco.

Heide, G. (1971): Die Funktion der nicht-fibrillären Flugmuskeln von *Calliphora*, Teil I Lage, Insertionsstellen und Innervierungsmuster der Muskeln. — Zool. Jb. Physiol. 76: 87—98, 137—138.

Hennig, W. (1970): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, II. Empididae (Diptera, Brachycera). — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 214: 12 S.

— (1971): Insektenfossilien aus der unteren Kreide, III. Empidiformia („Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. — Stuttgart. Beitr. Naturk. Nr. 232: 28 S.

Ipe, I.M. (1968): Thorax and its musculature in *Melanagromyza obtusa* (Malloch), a serious pest of *Cajanus indicus* L., (Agromyzidae: Diptera). — Bull. Ent. (Loyola Coll.) 9: 109—127.

Maki, T. (1938): Studies on the thoracic musculature of insects. — Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 24: 1—343, 1 Falttabelle, 17 Tafeln.

Marina, T.A. (1980): (Comparative morphology of prothoracal sclerites in Asilomorpha (Diptera).) — In: Scarlato, O.A., K.V. Skufyin, E.P. Nartshuk, O.P. Negrobov & M.N. Kandybina: (Ecological and morphological principles of Diptera systematics (Insecta)), 55—58. — Zool. Inst. AN SSSR, Leningrad, (1979). (Russisch.)

— & O.P. Negrobov (1977): (The use of thoracic sclerites in the taxonomy of Dolichopodidae (Diptera).) — In: Scarlato, O.A., & K.B. Gorodkov: (Systematics and evolution of Diptera (Insecta)), 67—70. — Zool. Inst. AN SSSR, Leningrad. (Russisch.)

— & — (1980): (A comparative morphological characteristics of thoracic sclerites in the Dolichopodidae (Diptera) and their taxonomic value.) — Zool. Zh. 59: 1194—1203. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)

Matsuda, R. (1970): Morphology and evolution of the insect thorax. — Mem. ent. Soc. Canada No. 76: 431 S.

Melander, A.L. (1927): Diptera, fam. Empididae. — In: Wytsman, P.: Genera insectorum, Fasc. 185, 434 S., 8 Tafeln. — Desmet-Verteneuil, Bruxelles.

Mickoleit, G. (1962): Die Thoraxmuskulatur von *Tipula vernalis* Meigen, ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Dipterenthorax. — Zool. Jb. Anat. 80: 213—244.

— (1969): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuropteria und Mecopteria (Insecta, Holometabola). — Z. Morph. Tiere 64: 151—178.

Mihályi, F. (1936): Untersuchungen über Anatomie und Mechanik der Flugorgane an der Stubenfliege. — Arb. ung. biol. Forsch.-Inst. 8: 106—119.

Miller, A. (1950): The internal anatomy and histology of the imago of *Drosophila melanogaster.* — In: Demerec, M.: Biology of *Drosophila*, 420—534. — Wiley, New York; Chapman & Hall, London.

Owen, W.B. (1977): Morphology of the thoracic skeleton and muscles of the mosquito, *Culiseta inornata* (Williston), (Diptera: Culicidae). — J. Morph. 153: 427—460.

Pringle, J.W.S. (1957): Insect flight. — Cambridge Monographs in experimental Biology, No. 9: viii + 133 S. — University Press, Cambridge.

Ritter, W. (1911): The flying apparatus of the blow-fly, a contribution to the morphology and physiology of the organs of flight in insects. — Smithson. misc. Coll. 56, No. 12, Publ. 1947: 76 S., 20 Tafeln.

Rizki, T.M. (1978): The circulatory system and associated cells and tissues. — In: Ashburner, M., & T.R.F. Wright: The genetics and biology of *Drosophila*, Vol. 2b, 397—452. — Academic Press, London, New York & San Francisco.

Schlein, Y. (1970): A comparative study of the thoracic skeleton and musculature of the Pupipara and the Glossinidae (Diptera). — Parasitology 60: 327—373.

Smart, J. (1959): Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. — Smithson. misc. Coll. 137, Publ. 4350: 331—364, 1 Tafel.

Snodgrass, R.E. (1935): Principles of insect morphology. — ix + 667 S. — McGraw-Hill, New York & London.

Ulrich, H. (1971): Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). — Veröff. zool. Staatssamml. München 15: 1—44, 13 Tafeln.

— (1984): Apparent synapomorphies in thoracic morphology of *Microphorus* and Dolichopodidae (Diptera, Empidoidea). — Abstr. 17th int. Congr. Ent. (Hamburg, 1984): 74.

Zaka-ur-Rab, M. (1970): Skeleto-muskular mechanism of the halteres of the melon fly, *Dacus (Strumeta) cucurbitae* Coquillett (Diptera: Trypetidae). — Beitr. Ent. (Berlin) 20: 43—50.

Zalokar, M. (1947): Anatomie du thorax de *Drosophila melanogaster.* — Rev. suisse Zool. 54: 17—53.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Buchbesprechungen

Sielmann, H. (1982): Die Rettung der Tiere. Autorisierte Lizenzausgabe von B. Stonehouse: "Saving the animals. The World Wildlife Fund book of conservation", übersetzt von Ch. Franke-Winheller & K.H. Siber, zoologische Beratung A. Wünschmann. 224 S., 141 Abb. und Tafeln (z.T. farbig), 9 Karten. Scherz, München.

Zum 20jährigen Bestehen des WWF, der Nebenorganisation der "International Union for the Conservation of Nature", erschien 1981 ein vornehmlich von B. Stonehouse bearbeiteter Jubiläumsband mit vielen eingehenden Berichten aus aller Welt. Nunmehr liegt er, von H. Sielmann mit einer sehr lesenswerten Einführung präsentiert, dazu ansprechend übertragen, in einer deutschsprachigen Ausgabe vor, die weithin Widerhall finden sollte: im ganzen ein aufrüttelnder Appell an Tier- und Naturfreunde und alle sonstig Einsichtsvollen zur Rettung der freilebenden Tierwelt in einer immer stärker vom Menschen durch ungezügelten Bevölkerungsdruck, Profitgier und allgemeine Technisierung bedrohten Welt, und damit für die Erhaltung der evolutionären Kette des Lebens von der Urzeit bis zur Gegenwart. Einem kurzen Gesamtüberblick über die ersten 20 WWF-Jahre folgen in ökologischer Zuordnung (Regenwald, Inselparadiese, Feuchtgebiete, Savannen und Wüsten, Ozeane sowie Wälder und Steppen) mehr oder minder eingehende Situationsberichte wie z.B. „Der Ausverkauf der Regenwälder", „Operation Tiger", „Nashorn in Gefahr", „Affenprobleme", „Sorgen um den Otter", „Elefanten brauchen viel Platz", „Die Säugetiere des Sahel", „Seejungfrauen und Schildkröten", „Wale und Robben", „Löwen und andere schöne Wildkatzen", „Darwins Inseln heute", „Madagaskar und andere Inseln" etc., fast ausnahmslos hervorragend illustriert. Manche dieser Kapitel kann man nicht ohne Erschütterung lesen, z.B. über die Elefantenmassaker in Afrika in den 1970er Jahren, über Großkatzen, Wale und Robben usw.: wann begreift die Menschheit endlich, was sie tut? wann wird sie hierbei ihrer Verantwortung gerecht? wann ziehen Politiker und sonstige Maßgebliche hieraus die notwendigen Konsequenzen? Nur zurückhaltend deshalb der Abschluß „Der WWF und die Zukunft".

Dieses zweifellos repräsentative Buch verdient auch im deutschen Sprachraum weiteste Verbreitung. Und Heinz Sielmann sowie dem Verlag gebührt aufrichtigster Dank für ihre Initiative. Begrüßenswert nicht zuletzt, daß auch der Preis des spektakulär aufgemachten Werkes geradezu bescheiden ist. H. Kumerloeve

Thiede, U. (1982): Japanibis und Japanische Nachtigall als Beispiele zweier Pole im Naturverständnis der Japaner. 190 S. Gesellschaft für Natur- und Völkerkunde Ostasiens, Hamburg (Mitteilungen, Band 80).

Wie kein anderes Tier ist der Japanische Ibis durch seinen wissenschaftlichen Namen *Nipponia nippon* mit seinem Heimatland verbunden, — als günstiges Omen hat sich diese Namensgebung jedoch nicht erwiesen, denn das völlige Verschwinden der Art aus Japan steht unmittelbar bevor.

Bis vor 120 Jahren war dieser große Watvogel, der den Schutz der feudalistischen Jagdgesetze genoß, in einigen Gebieten Japans sehr häufig. Dann — nach der Abschaffung des alten Klassensystems durch die Meiji-Restauration — verfolgten die Bauern den vermeintlichen Schädling jedoch erbarmungslos. Als es in den 30er Jahren nur noch etwa 100 Exemplare gab, sah sich die Regierung zur Anordnung erster Schutzmaßnahmen veranlaßt; aber auf Grund von Fahrlässigkeiten und Fehlern der unerfahrenen Tierschützer schmolz der Bestand auf derzeit drei bis vier fortpflanzungsunfähige Vögel zusammen.

Das Schicksal des Ibis ist nur eines von vielen Beispielen für den weltweiten Raubbau an der Natur, an dem auch Japan beteiligt ist. Das Merkwürdige ist jedoch, daß die Japaner sich dennoch als ein besonders naturliebendes Volk verstehen und auch im Ausland als ein solches verstanden werden möchten. Was bedeutet dem Japaner wirklich die Natur?

Mit dieser Frage setzt sich Ulrike Thiede, sowohl Japanologin als auch Zoologin, in ihrem Buch auseinander und läßt dort gar nicht erst den Verdacht aufkommen, daß die Japaner den Preis für die Verwestlichung ihres Landes etwa mit dem Verlust ihrer traditionellen Naturliebe bezahlt hätten. Sie erläutert das traditionell geprägte Verhaltensmuster im Umgang mit Tieren — insbesondere am Beispiel zweier Vogelarten — und zieht von daher allgemeine Schlüsse über das Naturverständnis der Japaner.

Der japanische Bauer betrieb seit Jahrhunderten einen intensiven Ackerbau. Er häufte ein differenziertes Wissen über die Kulturpflanzen an, mied oder verabscheute jedoch aus religiösen Gründen das Tier. Sein Bild der Natur war zweckbestimmt und einseitig. Demgegenüber leistete sich der Adel zwar eine zweckfreie Liebe zur Natur; aber bei genauerem Hinsehen erweist sich „Natur" hier als eine sehr beschränkte Anzahl einzelner Naturphänomene.

Die vielbesungene japanische „Nachtigall" (*Cettia diphone*) beispielsweise galt als Bote des Frühlings und wurde aufs Höchste gepriesen, wenn sie pünktlich zur Aprikosenblüte aus ihrem südlichen Winterquartier zurückkehrte. In der restlichen Jahreszeit wurde ihr jedoch keine Aufmerksamkeit geschenkt, geschweige denn ihre Lebensweise erforscht. Ähnliches gilt für andere Naturphänomene. Was sich daraus für die Natur als ganzes ergibt, zeigt am besten der japanische Garten, der ja eine Nachbildung der Naturlandschaft mit vergleichsweise bescheidenen Mitteln ist und schließlich sogar als Ersatz für die Natur fungiert: „Der Dichter kennt die Schönheit der Landschaft, ohne seine Kammer zu verlassen." Das Opfer dieser vergeistigten Naturliebe ist schließlich die Natur selbst.

Das traditionelle Naturbild der Japaner — ob Bauer oder Adliger — wirkt in die Gegenwart nach. Der Gedanke, die Natur so, wie sie ist, und um ihrer selbst willen zu schützen, war dem Japaner bis vor kurzem fremd, — so lautet das ernüchternde Fazit dieses Buches, das nicht nur eine kulturhistorische Studie ist, sondern ein aktuelles Problem aufgreift. In dem Maße nämlich, wie wir Naturschutz als ein globales Anliegen verstehen, gilt es, Mißverständnisse über das, was als Natur empfunden wird, zu vermeiden und die traditionell geprägten Einstellungen anderer Völker zu diesem Thema zu ergründen. Leider wird der Wert des Buches jedoch durch das ausgesprochen unsaubere Schriftbild und etliche Druckfehler — vor allem bei der Transkription japanischer Wörter — gemindert.

Der Japanische Ibis hat übrigens noch eine Chance: In China existiert noch eine letzte Brutkolonie von etwa zehn Exemplaren. W. Muntschick

Tierärztliche Hochschule Hannover (Hrsg.) (1984): Studium generale — Vorträge zum Thema: Mensch und Tier — Wintersemester 1982/83. 88 S., 7 Abb. Schaper, Hannover.

Dieses kleine Buch enthält in allgemein verständlicher Form kürzere Übersichtsreferate zu folgenden Themen: Die Stammesgeschichte des Menschen; Menschliches und tierliches Verhalten — Beiträge der Verhaltensforschung zum Verständnis menschlichen Verhaltens; Verständigungsweisen der Affen und des Menschen im Lichte der Hirnforschung; „Sprache" bei Tieren und Menschen; Verantwortung für das Tier aus christlicher Sicht; Das Tier in der abendländischen Rechtsauffassung.

Aufgrund der Tatsache, daß einige Referenten selbst in den betreffenden Forschungsrichtungen arbeiten, gehen sie in ihren Ausführungen detaillierter auf Ergebnisse und noch offene Fragen ihrer Arbeitsgebiete ein (u.a. Beiträge von Immelmann, Ploog). Andere Beiträge geben eher einen recht allgemeinen Überblick zu ihrem Thema.

Insgesamt stellt diese Vortagssammlung den begrüßenswerten Versuch dar, das Thema „Mensch und Tier" aus der Sicht verschiedener Wissenschaftszweige zu beleuchten und so auch zu einem Dialog und mehr gegenseitigem Verständnis zwischen Geistes- und Naturwissenschaften beizutragen. G. Peters

Türcke, F., & H. Tomiczek (1982): Das Muffelwild. Naturgeschichte, Ökologie, Hege, Jagd. 2. Auflage. 197 S., 195 Zeichnungen und Abbildungen, 30 Tabellen. Parey, Hamburg & Berlin.

Diese zweite Auflage des, wiederum vorzüglich ausgestatteten und bebilderten, Buches über das Muffelwild richtet sich zwar in erster Linie an den Jäger und naturoffenen Beobachter, bringt aber in den drei ersten Abschnitten (Stammesgeschichte, Erscheinung & Lebensweise und Verbreitung) sehr viele, den Zoologen und Verhaltensforscher interessierende Mitteilungen, die nach dem heutigen Stand der Forschung dargelegt werden. Besonders wichtig sind die Gegenüberstellungen des europäischen Wildschafes von den tyrrhenischen Inseln, also der alten Heimat des Muffelwildes, (es fehlt übrigens bei der Aufzählung der heutigen Verbreitungsgebiete die sehr interessante Population der pontinischen Insel Zannone im Golf von Gaeta, wo 1926 Tiere aus Sardinien eingeführt wurden und eine typische, kleinwüchsige Inselform entwickelten) mit den asiatischen Formen und die Folgen der sehr zahlreichen auf dem Festland Europas und in Übersee erfolgten Kreuzungen. Diese Kreuzungen, die in letzter Zeit, z.B. in Texas, aber auch schon seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts im österreichischen Raum vorgenommen wurden (es gibt heute praktisch keinen Bestand, der nicht mehr oder weniger auf Kreuzungen zurückginge!), erreichten erstaunlich schnell die „Zuchtziele" der Jägerei (hohe Gewichte, große Trophäen); es kamen aber beim geplanten oder unbeabsichtigten Einbringen von Hausschafelementen veränderte Wuchsformen der Schnecken zustande, z.B. Anklänge an die Hornformen vom Zackelschaf und von der Heidschnucke. Die starke Stimme und das wollige Vlies des Hausschafes ist andererseits durch strenge Selektion kaum zum Durchbruch gekommen. Diese verhältnismäßig leichte züchterische Modifizierbarkeit und Kreuzbarkeit mit anderen Schafformen, sowie die sehr große Anpassungsfähigkeit an die verschiedensten klimatischen und ökologischen Verhältnisse macht das Muffelwild einerseits zu einer Art „Farmwild" (ähnlich dem Damhirsch), empfiehlt es aber andererseits dem Jäger durch seine große Anspruchslosigkeit, besonders für Waldreviere (allerdings mit möglichst harten, steinigen Bodenverhältnissen). Es ist daher auch nicht anders zu erwarten gewesen, als daß die Verf. hier ein Loblied auf das Muffelwild in allen Abschnitten, die sich mit der Hege und Jagd befassen, anstimmen, und die flüssige, leichte, nicht zu akademische Sprache, in der das Buch geschrieben ist, macht die Lektüre zu einer angenehmen Kost, auch für den Nichtjäger. E. von Lehmann

Ueckermann, E., & P. Hansen† (1983): Das Damwild — Naturgeschichte, Hege, Jagd. 2. Auflage. 336 Seiten mit 212 Einzeldarstellungen, davon 14 farbig, in 110 Abbildungen sowie 85 Übersichten und Tabellen. Parey, Hamburg & Berlin.

Die zweite Auflage — von den gleichen Autoren wie die erste — erwies sich, nach den Darlegungen des Verlages, als notwendig, weil in den vergangenen 15 Jahren der Damwildbestand in Deutschland enorm zugenommen hat (allein in freier Wildbahn in Westdeutschland von etwa 20 000 Tieren um 1967 auf ca. 30 000 um 1980 vermehrt), 1980 mindestens weitere 1000 Damhirsche in Farmen als Nutztiere gehalten wurden, und weil natürlich die Kenntnisse über die Ernährung und über die Krankheiten gewachsen sind. Die Verfasser — beide Forstwirte und Jäger — haben den Schwerpunkt des Buches naturgemäß auf die Jagd und alles, was damit zusammenhängt, gelegt, aber auch für den Zoologen bleiben außer den altbekannten Dingen auch einige interessante Mitteilungen, die im ersten Teil — über die Naturgeschichte — zu finden sind. Zwar wird die Systematik und Stammesgeschichte sehr kurz abgehandelt und ist mehr für den zoologisch interessierten Laien gedacht. Zum Problem der Unterarten (Rassen gibt es übrigens nur beim Haustier, und, wie der erste Autor an anderer Stelle richtig sagt, ist das Damwild zwar seit Jahrtausenden in Gattern gehalten worden, ist aber trotzdem kein Haustier geworden: es ist vertraut, aber nicht zahm!) fehlen z.B. die zahlreichen Abhandlungen aus der einschlägigen Literatur, gerade auch im Hinblick auf die Beurteilung von Populationen abweichender Färbung (Z. Jagdwissenschaft 12, 1, 5—11, 1966), und über die Stammesgeschichte läßt sich auch sehr viel mehr sagen, z.B., daß es zur Zeit des Menschen auf jeden Fall noch drei Damhirschformen gab (Z. Säugetierkunde 24, 54—67, 1959). Im Abschnitt über den Schädel und über das Geweih hätte der Zoologe auch gern mehr erfahren, z.B. über die Kriterien am Schädel im Vergleich zum Rothirsch (s. Bolken & Reichstein in Brohmer, Fauna von Deutschland, 1969), ferner bezüglich des oberen Eckzahnes (Bonn. zool. Beitr. 8, 2, 87—89, 1957) und vor allem auch über das vom Verfasser genannte „Stummelgeweih", über das eine ausführliche Diskussion in der Zeitschrift für Säugetierkunde (s.o.) abgedruckt ist. Es wird leider auch der bemerkenswerte Winkelsproß nicht erwähnt, der in manchen Populationen sehr häufig auftritt (Z. Säugetierkunde, s.o., und Bubenik, Das Geweih, 1966). — Interessant ist aber andererseits die Mitteilung, daß das weiße Damwild — außer den Totalalbinos — isabellfarbig mit Flecken geboren wird und erst mit zunehmendem Alter ausbleicht, manche Stücke aber im Sommerhaar ins Beige nachdunkeln. Im übrigen stellt dieses erste Kapitel eine ganz außerordentlich sorgfältig und genau zusammengestellte Arbeit dar über die Biologie, die Ernährung und die sorgfältig aus der Fachliteratur übernommene Beschreibung und Bekämpfung der Krankheiten. Für den Tiergärtner sind die Mitteilungen über die Farmhaltung wichtig, wobei — wie für einen Jäger nicht anders zu erwarten war — die negativen Seiten dieser Wildnutzung im Vordergrunde stehen. — Das zweite Kapitel — über die Hege — umfaßt alle Probleme, die sich mit dem Lebensraum des Damhirsches verknüpfen: Waldbauliche Aspekte, Wildfütterung, Gatteranlagen, Wildverluste durch den Straßenverkehr, Wildschäden (hier genaue Angaben über die Firmen, von denen die verschiedenen Materialien und Chemikalien bezogen werden können), sog. jagdliche Raumordnung usw. — Der dritte Teil des Buches, vom zweiten Autor geschrieben, befaßt sich mit der Jagd in allen Einzelheiten und Möglichkeiten, und da als Beispiel spannend geschilderte Jagderlebnisse eingestreut sind, ist dieser Abschnitt eine durchaus reizvolle Lektüre. Vor allem aber bringt er für den Verhaltensforscher sehr gute und anschaulich wiedergegebene Beobachtungen aus der Praxis, die den meisten Zoologen unbekannt sein dürften: Das Verhalten des Damwildes im Treiben im Gegensatz zum Rothirsch, das Verhalten in der Brunft und die Rudelbildung in den verschiedenen Jahreszeiten sind mit großer Sachkenntnis und feinem Einfühlungsvermögen geschildert. — Das Buch schließt mit der Trophäenbewertung, der Tradition des jagdlichen Brauchtums und der Liste der stärksten erlegten Schaufler. Es ist, im ganzen betrachtet, weniger eine Monographie als ein Buch über die Naturgeschichte und Jagd des Damwildes in Mitteleuropa. Von den zahlreichen Damwildbeständen in Nord- und Südamerika, in Kleinasien und vor allem auf Neuseeland (zwischen 15 000 und 35 000 Stück!) ist nur am Rande die Rede, und diese Trophäen erreichen natürlich auch nicht die großen Jagdausstellungen Europas, wenn sie überhaupt in unserem jagdlichen Sinne gewertet werden (Bastgeweihe als Aphrodisiaca!). — Das Literaturverzeichnis hat 183, meist deutsche (16 englische) Titel. Die Bebilderung und Aufmachung des Buches ist hervorragend. E. von Lehmann

Ghetti, P.F., & K. McKenzie (1981): Ostracodi (Crustacea, Ostracoda). Vol. 11, 83 S., 29 Abb.

Ferrarese, U., & B. Rossaro (1981): Chironomidi, 1 (Diptera, Chironomidae: Generalità, Diamesinae, Prodiamesinae). Vol. 12, 97 S., 45 Abb.

Pirisinu, Q. (1981): Palpicorni (Coleoptera: Hydraenidae, Helophoridae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Sphaeridiidae). Vol. 13, 97 S., 31 Abb.

In: Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. Consiglio nazionale delle ricerche. Valdonega, Verona.

In der schon mehrfach besprochenen Reihe (zuletzt: Bonn. zool. Beitr. 33, 101) liegen drei weitere Teile vor. Die gleichermaßen rezent-ökologisch wie paläontologisch bedeutende Gruppe der Muschelkrebse wird von einem italienischen und einem australischen Fachmann sehr gestrafft behandelt. Ein Schlüssel führt zu allen Gattungen, die in Italien vertretenen Arten werden nur aufgezählt. Eine Art pro Gattung wird auch ausführlich beschrieben. Ein klarer Hinweis, wie die anderen Gattungsangehörigen davon zu differenzieren sind, fehlt — hier sind offenbar Spezialkenntnisse angesprochen, die man sich in der (kommentierten) Literaturliste erst verschaffen muß.

Für die u.a. als Fischnährtiere wichtigen Chironomoden sind drei Bändchen vorgesehen, Teil 12 bringt eine allgemeine Einführung in die ganze Familie und die spezielle Behandlung zweier Unterfamilien. Der allgemeine Teil (von Ferrarese) enthält auch die Schlüssel zu sämtlichen italienischen Unterfamilien, sowie den Zugang zur allgemein wichtigen Literatur. Obwohl in dieser Reihe konsequent nur die wasserbewohnenden Stadien — in diesem Falle also Larven und Puppen — behandelt sind, gibt Rossaro für die beiden Unterfamilien Diamesinae und Prodiamesinae auch die Differentialmerkmale der Adulten (am Glügelgeäder) an. Schlüssel führen zu allen Gattungen und Arten, letztere sind durch eine Beschreibung und Abbildungen charakterisiert.

Unter der Bezeichnung Palpicornia sind die Familien zusammengefaßt, die bis vor einiger Zeit als Unterfamilien der Hydrophilidae galten. Auch diese Bearbeitung enthält Schlüssel für die Bestimmung sämtlicher adulten Wasserkäfer nach Familien, Gattungen und Arten. Bei den Larven muß man sich mit der Bestimmung der Gattungen zufriedengeben. Offenbar sind noch längst nicht alle Entwicklungszyklen bekannt. Die originale Bebilderung — wie für die ganze Reihe charakteristisch — muß auch hier hervorgehoben werden. Zu fast jeder Gattung gibt es ein gutes Habitusbild, wichtige Artunterschiede werden in Umrißzeichnungen demonstriert, bei den meisten Arten findet man auch den Aedeagus dargestellt. Zusammenfassend kann man auch diese drei Teile dem Faunisten und Ökologen uneingeschränkt empfehlen. F. Krapp

Popesko, P. (1984): Atlas der topographischen Anatomie der Haustiere. Band I: Kopf und Hals; II: Brust und Bauchhöhle; III: Becken und Gliedmaßen. Insgesamt 610 S. und 610 meist farbige Abbildungen. Deutsche Übersetzung von G. Geiger und K. D. Weyrauch. Enke, Stuttgart.

Der dreibändige Atlas behandelt die topographische Anatomie der wirtschaftlich wichtigsten Haustiere Rind, Schaf, Ziege, Schwein, Pferd, Hund, Katze und Hauskaninchen. Er ist vorwiegend als ergänzendes Lehrbuch für Studenten der Veterinärmedizin konzipiert, eignet sich aber darüberhinaus hervorragend als Nachschlagewerk für Zoologen und alle, die sich nur gelegentlich mit anatomischen Fragen beschäftigen. Die Zeichnungen wurden in der Mehrzahl vom Verfasser selbst nach eigenen Präparaten angefertigt. Ausgehend von Gesamtansichten der Tiere zeigen sie schrittweise die Muskulatur, Organe, Blutgefäße, Nerven und das Skelett. Die überwiegend farbigen Zeichnungen sind sehr anschaulich und vom Verfasser eben aus diesem Grunde leicht schematisiert. Jede Zeichnung wird von einer umfassenden Legende begleitet, in der die anatomischen Fachausdrücke in lateinischer und deutscher Sprache aufgeführt sind. Die Terminologie folgt den Nomina Anatomica Veterinaria (Wien, 1973). Ergänzend zeigen nach Gefrierschnitten angefertigte Querschnittzeichnungen die räumliche Lage der Organe und ihre Entfernung von der Körperoberfläche. — Der Atlas wird zu einem angemessenen Preis angeboten und kann auch aus diesem Grund allen interessierten Lesern empfohlen werden. R. Hutterer

Renner, M. (1984): Kükenthal's Leitfaden für das Zoologische Praktikum. 19., neubearbeitete Auflage. 505 S., 229 Abb. Fischer, Stuttgart & New York.

Nachdem die 1980 erschienene 18. Auflage schon einige Zeit vergriffen war, wird das Erscheinen dieses Buches in den zoologischen Instituten der Universitäten besonders begrüßt. Aus Gründen des Artenschutzes wurden die heimischen Frösche durch *Rana pipiens*, die Zauneidechse durch *Agama agama* und *Anodonta cygnea* durch die Miesmuschel ersetzt, was vor allem bei Muschel und Agame erhebliche Änderungen in Wort und Bild erforderte. Erweiterungen finden sich außerdem vor allem in den Abschnitten über die Protozoen, Schwämme, Plattwürmer und übrigen Weichtiere, das System und im Register. Konzept und Gehalt des seit 1898 bewährten Praktikumsbuches sind dadurch nicht beeinträchtigt. Wünsche bleiben daher an nur wenigen Stellen offen. So sollte der „M. mandibulae" aus Abb. 226 endlich einmal entfernt werden, dann an der betreffenden Stelle sieht man bei der Präparation zwar die Mandibel, aber keinen Muskel. An der Systemübersicht ist manches antiquiert, so *Echidna* (= *Tachyglossus*), *Hyrax* (= *Procavia*), *Galeopithecus* (= *Cynocephalus*), die Simplici- und Duplicidentata, wobei bei den Hasenartigen die Stiftzähne vergessen wurden. Auch vom bipeden Hüpfen der Elefantenspitzmäuse sollte man Abschied nehmen. Gelenke fehlen bei Säugetierwirbeln nur zwischen den Zentren, nicht aber an den Wirbeln an sich. Im ganzen hat der Leitfaden aber durch die Neubearbeitung gewonnen und sich den sich wandelnden Bedürfnissen angepaßt. Er wird zu Recht seine Stellung als das grundlegende Praktikumsbuch der Zoologiestudenten behaupten.

J. Niethammer

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

Neben den BONNER ZOOLOGISCHEN BEITRÄGEN gibt das Institut zwei weitere Serien heraus:

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Längere Arbeiten über ein in sich abgeschlossenes Thema, die einzeln in unregelmäßigen Abständen erscheinen und fortlaufend numeriert sind. Bestellungen sind an die Bibliothek des Instituts zu richten, die angegebenen Preise verstehen sich einschließlich Versandkosten. Folgende Monographien liegen vor:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Sacrabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—

18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—

MYOTIS. Mitteilungsblatt für Fledermauskundler

Mit der Übernahme der Fledermaus-Beringungszentrale für die Bundesrepublik Deutschland und Österreich wurde die Herausgabe eines Mitteilungsblattes aktuell, das neben Originalarbeiten Berichte über Forschungsergebnisse aus dem europäischen Raum, Informationen zum nationalen und internationalen Fledertierschutz und Übersichten über die neuere Literatur gibt. Die Zeitschrift erscheint in Jahresheften, deren Preis sich nach dem Umfang richtet; die Jahrgänge 18—19 und 21—22 sind zu Doppelheften zusammengefaßt. Lieferbar sind die Hefte 8 (1970), 9 (1971) und 11 (1973) bis 17 (1979) zum Preis von je 20 DM, Heft 18/19 (1980/81) zu 28 DM, Heft 20 (1982) zu 15 DM und Heft 21/22 (1983/84) zu 26 DM (Bezug nach Vorauszahlung). Bestellungen sind unter der Bezeichnung „MYOTIS" an das Institut zu richten.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer

36. Jahrgang 1985 Heft 1—4

Vom 36. Jahrgang, 1985, erschienen

Heft 1—2 (p. 1—232)	31. Mai 1985
Heft 3—4 (p. 233—606)	28. Oktober 1985

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, Germany
Druck: Rheinischer Landwirtschafts-Verlag G.m.b.H., Bonn
ISSN 0006—7172

Inhalt des 36. Jahrgangs

Báez, M.: Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae) 557
— & R.S. Thorpe: Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife 513
—, siehe López-Jurado, L.F.
—, siehe Thorpe, R.S.
Bauer, A.M.: Notes on the taxonomy, morphology and behavior of *Rhacodactylus chahoua* (Bavay) (Reptilia: Gekkonidae) 81
Bings, W.: Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung 417
—, siehe Böhme, W.
Bischoff, W.: Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882) (Lacertidae) 489
Böhme, W.: Zur Nomenklatur der paläarktischen Bogenfingergeckos, Gattung *Tenuidactylus* Ščerbak & Golubew, 1984 (Reptilia: Gekkonidae) 95
—, R. Hutterer & W. Bings: Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria) 337
Das, J.: On the biology and ecology of *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) (Teleostei, Cyprinodontiformes) in the Aheron-Kokitos-River-Drainage in northwestern Greece 163
Glandt, D.: Verhaltensreaktion und Reproduktion adulter Molche, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela), nach Langstreckenverfrachtung 69
Goutner, V.: Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) Evros delta (Greece) 37
Groh, K.: Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda) 395
Höllermann, P.: Beiträge zur Kenntnis des Mikro- und Bodenklimas der Kanarischen Inseln 237
Hutterer, R.: Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera 365
—, siehe Böhme, W.
Joger, U.: Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands 307
Klembara, J.: Über eine Panzerschleiche aus dem Frühmiozän von Rott bei Bonn (Reptilia: Anguidae) 99
Koslowski, I.: Descriptions of new species of *Apistogramma* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Mamoré system in Bolivia 145
López-Jurado, L.F.: Los reptiles fosiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias) 355
— & M. Báez: La variación de *Chalcides sexlineatus* en la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias) 315
—, siehe Machado, A.
Machado, A.: New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands) 429
—: Sinópsis de plan de recuperación del lagarto gigante del Hierro 471
—: Hypothesis on the reasons for the decline of the larger lizards in the Canary Islands 563
—, & L.F. López-Jurado, A. Martín: Conservation status of reptiles in the Canary Islands 585
Malkmus, R.: Die Serra de Estrela (Portugal) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Herpetofauna 105
Martín, A.: Los lagartos de los roques del norte de Tenerife 517
—, siehe Machado, A.

Molina Borja, M.: Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife 541
Naurois, R. de: Field notes on New Caledonian raptors with particular reference to *Haliastur sphenurus* 65
Nettmann, H.-K. & S. Rykena: Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische *Tarentola*-Arten 287
Pasteur, G. & S. Salvidio: Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife 553
Rykena, S., siehe Nettmann, H.-K.
Şahin, R.: Zur Dynamik der Eiablage des Mikadofasans (*Syrmaticus mikado*) in Gefangenschaft 51
Salvidio, S., siehe Pasteur, G.
Schintlmeister, A.: Eine neue Zahnspinner-Art aus China, *Phalerodonta kiriakoffi* sp. n. (Lepidoptera, Notodontidae) 221
Schneider, H.: Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*) 277
Stempel, N.: Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratte *Bandicota indica* (Bechstein) 9
Theowald, Br. & P. Oosterbroek: Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden VI. Die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete (Insecta, Diptera, Tipulidae) 185
Thorpe, R.S.: Body size, island size and variability in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia* 481
—: Extent of racial divergence in the eastern Canary Island lizard, *Gallotia atlantica* 507
—: Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti* 529
—: Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti* 533
—, K. Watt & M. Báez: Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia* 577
—, siehe Báez, M.
Uhmann, G.: Anthiciden aus Namibia (Coleoptera; Anthicidae) 177
Van der Straeten, E.: Note sur *Hybomys basilii* Eisentraut, 1965 1
Voggenreiter, V.: Ausgewählte Arealkarten von Pflanzen und Tieren der Insel Tenerife und ihre ökologisch-chorologische Interpretation 261
Watt, K., siehe Thorpe, R.S.
Symposium „Herpetologia Canariensis" (W. Böhme & R. Hutterer) 233
Buchbesprechungen 225

Verzeichnis der neuen Taxa im 36. Jahrgang

Reptilia: Sauria
Gallotia galloti insulanagae Martín n. subsp. 524
† *Gallotia goliath bravoana* Hutterer n. subsp. 379
† *Gallotia simonyi gomerana* Hutterer n. subsp. 383
Pisces: Perciformes
Apistogramma linkei Koslowski n. sp. 151
Apistogramma staecki Koslowski n. sp. 146
Insecta: Coleoptera
Notoxus namibianus Uhmann n. sp. 177
Notoxus roeri Uhmann n. sp. 178
Notoxus tibialis Uhmann n. sp. 180
Insecta: Lepidoptera
Phalerodonta kiriakoffi Schintlmeister n. sp. 221

90.543
71
H

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

LIBRARIES

36. Jahrgang 1985 Heft 1—2

Inhalt

Van der Straeten, E.: Note sur *Hybomys basilii* Eisentraut, 1965 1
Stempel, N.: Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratte *Bandicota indica* (Bechtstein) 9
Goutner, V.: Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece) 37
Şahin, R.: Zur Dynamik der Eiablage des Mikadofasans (*Syrmaticus mikado*) in Gefangenschaft 51
Naurois, R. de: Field notes on New Caledonian raptors with particular reference to *Haliastur sphenurus* 65
Glandt, D.: Verhaltensreaktion und Reproduktion adulter Molche, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela), nach Langstreckenverfrachtung 69
Bauer, A.: Notes on the taxonomy, morphology and behavior of *Rhacodactylus chahoua* (Bavay) (Reptilia: Gekkonidae) 81
Böhme, W.: Zur Nomenklatur der paläarktischen Bogenfingergeckos, Gattung *Tenuidactylus* Ščerbak & Golubew, 1984 (Reptilia: Gekkonidae) 95
Klembara, J.: Über eine Panzerschleiche aus dem Frühmiozän von Rott bei Bonn (Reptilia: Anguidae) 99
Malkmus, R.: Die Serra da Estrela (Portugal) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Herpetofauna 105
Koslowski, I.: Descriptions of new species of *Apistogramma* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Mamoré system in Bolivia 145
Das, J.: On the biology and ecology of *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) (Teleostei, Cyprinodontiformes) in the Aheron-Kokitos-River-Drainage in northwestern Greece 163
Uhmann, G.: Anthiciden aus Namibia (Coleoptera; Anthicidae) 177
Theowald, Br. & P. Oosterbroek: Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden VI. Die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete (Insecta, Diptera, Tipulidae) 185
Schintlmeister, A.: Eine neue Zahnspinner-Art aus China, *Phalerodonta kiriakoffi* sp. n. (Lepidoptera, Notodontidae) 221
Buchbesprechungen 225

Ausgegeben am 31. Mai 1985

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. Manuskripte und Besprechungsexemplare neu erschienener Publikationen werden an die Schriftleitung erbeten. Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere zum Selbstkostenpreis beziehen. Bei der Abfassung von Manuskripten sollte eines der letzten Hefte herangezogen werden.

Die Zeitschrift BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können, zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Kauf oder Tausch durch: Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 1—8	Bonn, Mai 1985

Note sur *Hybomys basilii* Eisentraut, 1965

par

E. Van der Straeten

Hybomys univittatus basilii, originaire de l'île Bioko (= Fernando Poo), fut décrit par Eisentraut en 1965. L'auteur mentionne comme caractères principaux: „Die neue Rasse zeichnet sich durch ihre bedeutende Körpergröße und durch sehr starke Verdüsterung der Fellfärbung aus; der schwarze Mittelstreifen auf dem Rücken kann dabei völlig verschwinden". La couleur du ventre de la nouvelle sous-espèce est également plus foncée: „... so daß nur die mittleren Bauchpartien noch eine hellere Behaarung aufweisen"; en outre, les poils sont plus longs et la pelure est plus épaisse.

Au moment où Eisentraut récoltait à Bioko, ses exemplaires étaient les seuls connus de cet île. Rosevear (1969) découvre dans les collections du B.M.N.H. deux exemplaires adultes (sans crâne) et deux jeunes de cette sous-espèce. La couleur est identique à celle décrite par Eisentraut (1965) et présente des ressemblances avec la couleur des animaux du Mont Cameroun, déposés au B.M.N.H. Rosevear (1969) cependant remarque: „... since the measurements of *basilii*, as given by Eisentraut, are larger than the mainland animals, it seems justifiable to uphold this race".

J'avais l'occasion d'étudier et de mesurer tout le matériel de *Hybomys*, provenant de Bioko, qui se trouve au Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (Z.F.M.K.). L'examen biométrique de ce matériel démontre que *Hybomys basilii* appartient au genre *Hybomys* et pas au genre *Typomys.* Les différences biométriques avec *Hybomys univittatus* et *H.lunaris* sont cependant si importantes qu'il est préférable de considérer *H.basilii* pas comme une sous-espèce de *H.univittatus*, mais comme une espèce séparée.

Matériel: 69 specimes du Z.F.M.K.

Bonyoma (450 m): 70.256; Moca (1200 m): 63.670 (spéc. type), 64.275,64.277—64.284, 64.286—64.298, 64.300, 64.301, 64.303, 64.305—64.307, 66.656—66.658; Refugium (2000 m): no. coll. 4 = 58, 64.276, 64.285, 64.299, 64.302, 64.304, 66.659; Bioko (sans lieu de récolte): 64.308,66.660—687.

Uniquement les spécimes adultes et sous-adultes, dont le crâne était intact, ont été utilisés pour les analyses canonique et discriminante. Une liste des exemplaires de *Typomys trivirgatus*, *Hybomys lunaris* et *H.univittatus*, employés comme matériel de comparaison, peut être retrouvée en Van der Straeten et Verheyen (1982) et Van der Straeten et al. (1985).

Couleur

Eisentraut (1965 et 1973) décrit très bien la couleur des animaux. Ils sont tous assez foncés, tandis que les exemplaires de Moca sont légèrment plus clairs. Uniquement chez ces derniers la ligne médiodorsale sombre est plus ou moins visible.

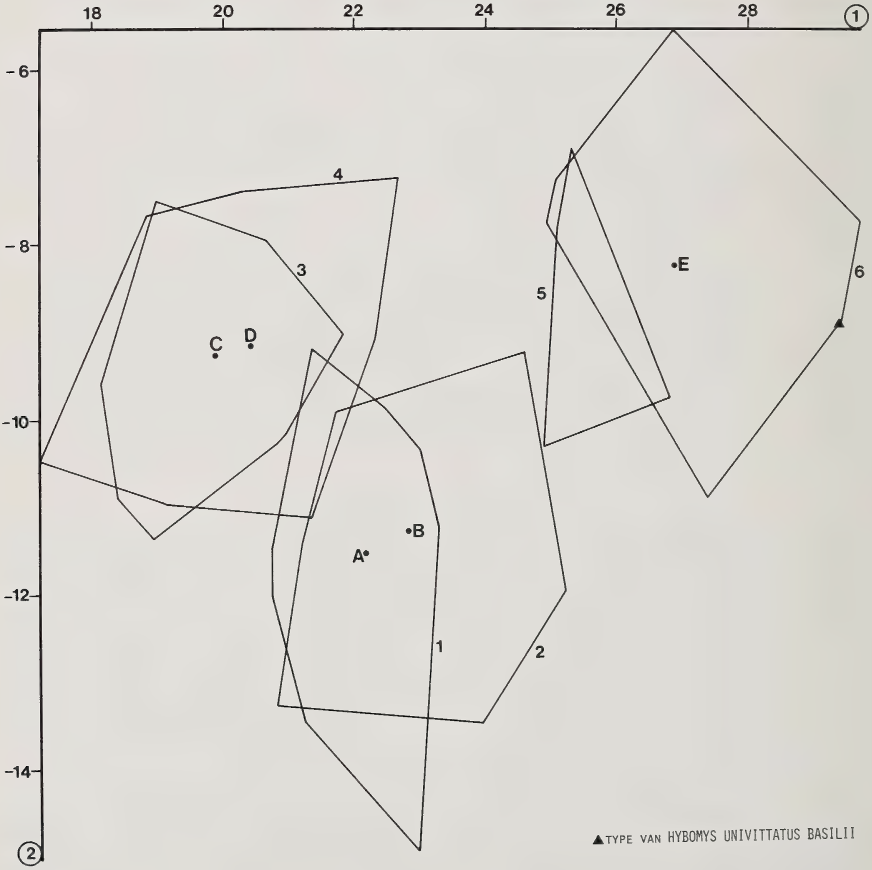


Fig. 1: Analyse canonique avec 19 variables; première variable canonique (1 = abscisse) et deuxième variable canonique (2 = ordonnée); le centre et le contour des points extrêmes pour chaque groupe: A, 1 = *Hybomys univittatus* classe A; B, 2 = *Hybomys univittatus* classe B; C, 3 = *Hybomys lunaris* classe A; D, 4 = *Hybomys lunaris* classe B; 5 = *Hybomys basilii* classe A; 6 = *Hybomys basilii* classe B; E = centre du groupe 5 + 6.

Mesures

Le tableau 1 représente les mesures de *Hybomys basilii* en comparaison avec celles de *H.univittatus* du Cameroun. Pour les mesures de *Hybomys lunaris* voir Van der Straeten et al. (1985). Le test-t démontre que *Hybomys basilii* est plus grand que *H.univittatus* pour toutes les mesures crâniennes sauf pour INT, BUL et CHOA. Les différences sont fortement significatives (niveau 99 %), sauf pour BNAS, BUL et ROB. La comparaison avec *Hybomys lunaris* donne le même résultat, *Hybomys basilii* est plus grand sauf pour INT,BUL et CHOA. Ici également on constate des différences très significatives, sauf pour PAF,INT,BUL et CHOA. En ce qui concerne les mesures extérieures, celles de *Hybomys basilii* sont plus élevées que celles de *H.univittatus* et de *H.lunaris*. Pourtant une certaine prudence est à conseiller ici, puisqu'il n'est pas certain que les mesures extérieures (reprises des étiquettes et listes de terrain) sont toujours prises de façon identique. La meilleure mesure pour distinguer *Hybomys basilii* de *H.univittatus* et de *H.lunaris* est la hauteur de la mâchoire inférieure (PCPA). Chez *Hybomys basilii* cette mesure dépasse toujours les 10 mm, sauf chez quelques exemplaires jeunes et sous-adultes, elle est inférieure à 10 mm chez les deux autres espèces à l'exception de quelques exemplaires très âgés.

Analyse canonique

Pour comparer *Hybomys univittatus*, *H.lunaris* et *H.basilii*, nous avons utilisé 19 mesures crâniennes (voir tableau 2). Chaque espèce est sous divisée, à base de l'usure dentaire, en deux classes d'âge. La classe A contient les animaux sous-adultes et les jeunes adultes, la classe B les animaux plus âgés. Dans l'analyse, les deux classes d'âge de *Hybomys basilii*, ont été traitées comme un seul groupe, tandis que dans la figure ils sont rendus séparément; conséquemment il n'y a qu'un seul point central. Au total nous avons travaillé avec 242 exemplaires répartis en cinq groupes comme suit:

No groupe	Espèce	Classe d'âge	Nombre d'exemplaires
1	*Hybomys univittatus*	A	43
2	*Hybomys univittatus*	B	66
3	*Hybomys lunaris*	A	35
4	*Hybomys lunaris*	B	71
5+6	*Hybomys basilii*	A + B	6 + 21 = 27

Les quatre variables canoniques sont toutes significativement différentés de zéro. La première contient 66,7 % de la variation totale, la seconde 24,1 % et la troisième 7,7 %; la quatrième a peu d'importance. Le tableau 2 résume les vecteurs propres des 19 variables pour les deux premières variables canoniques. A base de ces vecteurs propres, un diagramme fut établi qui représente pour

Tableau 1: Mesures externes et crâniennes de *Hybomys* adulte. Pour chaque mesure est indiqué: nombre d'individus mesurés, moyenne, minimum-maximum et déviation standard. Les données sont exprimées en mm. Les mesures externes de *H.basilii* sont copiées des étiquettes. Pour description des mesures voir Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977).

Symbole	Description	*Hybomys basilii*	*Hybomys univittatus*
HB	longueur tête et corps	34; 137,0 (118,0—160,0) 10,2	114; 124,6 (98,0—142,0) 8,5
TL	longeur de la queue	30; 114,3 (90,0—132,0) 9,3	108; 108,3 (64,0—130,0) 10,5
HL	longueur du pied postérieur: *univittatus* avec ongle; *basilii* sans ongle	34; 31,2 (29,0—33,0) 1,0	114; 31,6 (29,2—34,0) 1,1
EL	longueur de l'oreille	32; 17,2 (15,0—20,0) 1,1	110; 16,0 (13,1—18,4) 1,0
GRLE	longueur maximale du crâne	33; 35,91 (33,40—37,80) 1,11	114; 34,57 (31,50—37,80) 1,03
PRCO	longueur condylobasale	34; 31,69 (29,10—34,10) 1,09	114; 30,39 (27,50—33,05) 0,95
HEBA	henselion-basion	34; 27,16 (24,45—29,75) 1,08	114; 25,81 (23,25—28,00) 0,92
HEPA	henselion-palation	34; 15,43 (14,10—16,95) 0,61	114; 14,53 (13,10—15,60) 0,50
PAF	longueur des fentes palatinales	34; 7,12 (6,15—7,90) 0,43	114; 6,87 (6,15—7,50) 0,28
DIA 1	longueur du diastème	34; 9,48 (8,15—10,60) 0,49	114; 8,83 (7,85—9,80) 0,35
DIA 2	distance entre le bord antérieur de l'alcéole de M^1 et le bord tranchant de l'incisive supérieure	32; 10,30 (8,95—11,20) 0,52	114; 9,39 (8,25—10,40) 0,37
INT	largeur du rétrécissement interorbitaire	34; 5,58 (5,15—6,00) 0,19	114; 5,86 (5,30—6,55) 0,28
ZYG	largeur au niveau de l'arcade bizygomatique	32; 17,34 (15,55—18,40) 0,67	114; 16,23 (14,75—17,60) 0,48
PAL	largeur minimum de palais à hauteur des M^1	34; 3,31 (2,85—3,70) 0,21	114; 3,04 (2,50—3,55) 0,17
UPTE	longueur de la rangée des molaires supérieures	34; 6,25 (5,90—6,65) 0,18	114; 5,88 (5,40—6,45) 0,22

Symbole	Description	*Hybomys basilii*	*Hybomys univittatus*
UPDE	largeur extérieure des rangées maxillaires à la hauteur du M^1	34; 7,40 (6,85—8,05) 0,27	114; 7,01 (6,30—7,65) 0,36
MI	largeur du M^1	34; 2,03 (1,90—2,20) 0,08	114; 1,93 (1,80—2,10) 0,06
ZYPL	largeur de la plaque zygomatique	34; 4,28 (3,70—4,65) 0,24	114; 3,96 (3,40—4,65) 0,23
BNAS	largeur des nasaux	32; 4,44 (3,95—5,00) 0,21	114; 4,27 (3,60—4,80) 0,25
LNAS	longueur des nasaux	33; 15,33 (13,80—16,70) 0,69	114; 14,01 (12,60—15,25) 0,53
LOTE	longueur de la rangée des molaires inférieures	34; 6,05 (5,60—6,50) 0,19	114; 5,62 (5,20—6,15) 0,20
CHOA	largeur de la choane	34; 1,98 (1,65—2,45) 0,16	114; 2,19 (1,80—2,50) 0,16
BUL	longueur de la bulle tympanique	34; 5,27 (4,85—5,70) 0,19	114; 5,33 (5,00—5,75) 0,17
BRCA	largeur de la boîte crânienne	33; 14,48 (14,00—15,15) 0,27	114; 14,21 (13,45—15,30) 0,35
DIN	profundeur des incisives	34; 1,66 (1,40—1,90) 0,13	114; 1,55 (1,25—1,85) 0,08
ROH	hauteur du rostre au bord antérieur de l'alvéole du M^1	34; 8,59 (7,80—9,30) 0,35	114; 8,32 (7,25—9,05) 0,31
ROB	largeur du rostre à la hauteur du bord antérieur de la plaque zygomatique	34; 6,58 (6,10—7,25) 0,31	114; 6,50 (5,65—7,45) 0,29
PCPA	distance entre les points extrêmes du processus condylicus et du processus angularis	30; 10,39 (9,40—12,00) 0,45	104; 9,17 (7,85—10,05) 0,41

chaque groupe, le point central et le contour des points extrêmes. La figure 1 montre ce diagramme pour la première et seconde variable canonique. On constate une nette séparation des trois espèces avec un léger chevauchement entre *univittatus* et *lunaris*;*basilii* est complètement séparé des autres espèces. La troisième variable canonique, qui n'est pas représenté, montre une claire séparation des classes d'âge, avec cependant une superposition assez importante des différentes classes au sein de chaque espèce.

Une analyse analogue exécutée sur des groupes de mâles et femelles montre un chevauchement total des deux sexes au sein de chaque espèce. Il est donc clair qu'il est impossible de démontrer und dimorphisme sexuel à base des mesures crâniennes. La constatation d'Eisentraut (1965), fait à base des caractères extérieurs („Die Männchen sind etwas stärker als de Weibchen"), ne peut donc être confirmée par nos analyses.

Tableau 2: Vecteurs propres des 19 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
GRLE	—0,0270	—0,6561
PRCO	0,0025	—1,6845
HEBA	—0,3286	0,7135
HEPA	0,0996	—0,1179
PAF	—0,9902	0,4853
DIA 1	1,4523	0,2629
DIA 2	0,4540	1,5788
INT	—0,7385	—0,3161
ZYG	0,6170	0,3625
UPTE	1,2570	—0,7064
UPDE	—0,1078	1,0516
M^1	5,6419	—7,9041
BNAS	0,0367	—0,0112
LNAS	0,5105	0,7138
LOTE	0,2976	2,4591
BRCA	—0,9187	0,7370
ROH	—1,2242	—0,3469
ROB	—0,0029	—1,6620
PCPA	1,2279	1,3944

Dendrogramme

Les mêmes 19 mesures et les mêmes exemplaires que lors de l'analyse canonique, ont été utilisés. La distance généralisée de Mahalanobis entre les différents groupes a été déterminée à l'aide de l'analyse dicriminante. A base des distances généralisées de Mahalanobis, un dendrogramme fut dressé selon la méthode UPGMA (Sneath et Sokal, 1973). On en retrouve la résultat dans la figure 2 et le tabeau 3. Il en sort clairement que *Hybomys basilii* appartient

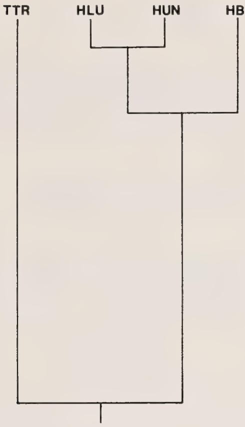


Fig. 2: Dendrogramme dressé selon la méthode U.P.G.M.A.; TTR = *Typomys trivirgatus*; HUN = *Hybomys univittatus*; HLU = *Hybomys lunaris*; HBA = *Hybomys basilii.*

Tableau 3: Matrix avec distances généralisées de Mahalanobis (D^2_M; triangle inférieur) et possibilité de détermination fautive (%; triangle supérieur) entre les divers groupes examinés. Dix-neuf mesures crâniennes ont été utilisées.

	Typomys trivirgatus	*Hybomys univittatus*	*Hybomys lunaris*	*Hybomys basilii*
Typomys trivirgatus	—	*0,0*	*0,0*	*0,0*
Hybomys univittatus	*102,14*	—	*4,1*	*0,1*
Hybomys lunaris	*106,69*	*12,09*	—	*0,0*
Hybomys basilii	*208,99*	*37,97*	*40,44*	—

biométriquement au genre *Hybomys* et se trouve loin de *Typomys trivirgatus trivirgatus. Hybomys basilii* se trouve légèrement plus près de *H.univittatus* que de *H.lunaris.* La distance ente *Hybomys basilii* et les deux autres espèces est pourtant plus grande que la distance réciproque entre *H.univittatus* et *H.lunaris.* Ceci fut déjà constaté lors de l'analyse canonique où *Hybomys basilii* ne chevauchait aucunement avec les deux autres espèces. Conséquemment nous préférons considérer *Hybomys basilii* comme une espèce à part.

Remerciements

Je remercie ici mon collègue le Dr. R. Hutterer qui m'a permis d'étudier le matériel provenant dur musée de Bonn. Je remercie Mme S.De Roo-De Ridder qui a bien voulu traduire le manuscrit.

Zusammenfassung

Das Originalmaterial von *Hybomys univittatus basilii* wurde erneut unter Verwendung biometrischer Methoden untersucht und mit *H. univittatus*, *H. lunaris* und *Typomys trivirgatus* verglichen. Danach scheint *Hybomys basilii* eine eigene Art zu sein.

Summary

All available material of *Hybomys univittatus basilii* Eisentraut, 1965 was studied and compared with *Typomys trivirgatus*, *H.univittatus* and *H.lunaris*, using biometry and canonical analysis. This led to the conclusion that it is better to regard *Hybomys basilii* as a separate species and not as a subspecies of *H.univittatus.*

Bibliographie

Eisentraut, M. (1965): Die Muriden von Fernando Poo. — Zool.Jb.Syst. 92: 13—40.
— (1973): Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. — Bonn. Zool.Monogr. 3: 1—428.
Rosevear, D.R. (1969): The rodents of West-Africa. — Trustees of the British Museum, London.
Sneath, P.H.A. & R.R. Sokal (1977): Numerical Taxonomy. — Freeman & Co, San Francisco.
Van der Straeten, E. & B. Van der Straeten-Harrie (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et d'*Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. — Acta Zool. Pathol. antverp. 69: 169—182.
— & W.N. Verheyen (1982): Différences biométriques entre *Hybomys univittatus* (Peters) et *Hybomys trivirgatus* (Temminck) de l'Afrique de l'ouest. — Bonn. zool. Beitr. 33: 205—213.
—, — & B. Harrie (1985): Biometrical comparison of different species of *Hybomys.* — Cimbebasia (in press).

Dr. E. Van der Straeten, Universiteit Antwerpen, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 9—36	Bonn, Mai 1985

Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratte *Bandicota indica* (Bechstein)

von

Norbert Stempel

Einleitung

Zur Gattung *Bandicota* Gray, 1873, (Rodentia, Muridae, Murinae) rechnen Honacki et al. (1982) drei Arten: *B. indica*, *B. bengalensis* und *B. savilei.* Die Stellung von *Bandicota* innerhalb der Murinae ist unsicher. Misonne (1969) stellt sie zu einer *Arvicanthis*-Gruppe, Niethammer (1977) schließt sie dagegen eng an die Gattung *Rattus* an, von der *Bandicota* sich in einer Anzahl von Merkmalen rasch entfernt haben soll. Diese Vorstellung wird durch proteinelektrophoretische Vergleiche gestützt (Gemmeke & Niethammer 1984).

Die Gattung der Pestratten ist in ihrer Verbreitung auf Indien und Südostasien beschränkt. *B. indica* (Abb. 1) ist von ganz Indien und Sri Lanka bis nach Südchina und Taiwan im Osten und bis Sumatra und Java im Süden verbreitet. Die nördliche Grenze bildet der Himalaya. Sie ist eine der größten Muriden auf dem eurasischen Festland. Ihre Kopfrumpflänge erreicht 30 cm und mehr. Zum Vergleich: *Rattus norvegicus* 19 bis 26 cm (Becker 1978). Als nachtaktiver Wühler, der vornehmlich in landwirtschaftlich genutztem Gebiet vorkommt, gräbt *B. indica* ausgedehnte Bausysteme (Arjunwadkar & Gadgil 1974, Tien & Cu 1965). Über ihre Biologie und Ökologie ist fast nichts bekannt.

Die vorliegende Arbeit untersucht Fortpflanzung und Jugendentwicklung dieses Nagers in Gefangenschaft.

Material und Methoden

Ausgangstiere für meine Zucht waren 2 Wildfänge aus Thailand, die 1981 nach Bonn gelangten und im Tierhaus des Zoologischen Instituts der Universität Bonn gehalten wurden. Zuchtpaare hielt ich in Edelstahlkäfigen mit 40 x 100 cm Grundfläche und 30 cm Höhe. Jungtiere trennte ich mit 30 Tagen von der Mutter und setzte sie zu zweit in Makrolonwannen, 34 x 56 cm groß und 20 cm hoch. Als Einstreu dienten Sägespäne. Gefüttert wurde ein handelsübliches Rattenzuchtfutter und Wasser ad libitum. Trächtigen und laktierenden ♀ wurde außerdem eine Mischung aus verschiedenen Getreidesorten geboten.

Zur Bestimmung der Geschlechtsreife bei ♂ wurden die Nebenhoden frisch getöteter Tiere mit physiologischer Kochsalzlösung ausgespült. Diese Flüssigkeit wurde bei 400-facher Vergrößerung mikroskopiert. Ein Tier galt als nicht geschlechtsreif, wenn in beiden Nebenhoden keine Spermien gefunden wurden.

Zur Darstellung der Skelette der Jungtiere wendete ich ein leicht verändertes Verfahren nach Stapes & Schnell (1964) an. Die ausgenommenen, enthäuteten und weitgehend von Muskeln befreiten Tiere wurden in 70 %igem Alkohol konserviert. Zur Mazeration wurden sie für 5—10 Tage in 1 %ige Kalilauge überführt. Danach kamen sie in frische 0,5 %ige Kalilauge, der pro 100 ml 3 Tropfen 1 %iges Alizarinrot-S beigegeben wurden. Je nach Größe wurden die Tiere darin 5—10 Tage gefärbt. Anschließend wurden sie in einer Lösung aus zwei Teilen 70 %igen Alkohols, zwei Teilen Glyzerin und einem Teil Benzylalkohol ca. 7 Tage lang aufgehellt. Dann wurden sie für 5 Tage in ein Alkohol-Glyzeringemisch (1 : 1) und anschließend in Glyzerin überführt.

Alle Körpermaße wurden nach der Vorschrift bei Niethammer & Krapp (1978) ermittelt. Die Kopfrumpf- und Schwanzlänge wurde auf einen Millimeter, die Hinterfuß- und Ohrlänge mit einer Schublehre auf 0,1 mm genau bestimmt. Gewichte wurden mit einer Waage Mettler Type P 1200 mit einer Genauigkeit von 0,1 g gemessen.

Für Haarlängenbestimmungen wurden kleine Haarbüschel mit einer Pinzette ausgezogen und unter einer Lupe der Firma Zeiss mit Strichplatte ausgemessen. Der Haarwechsel wurde an lebenden Tieren untersucht. Dazu wurde durch Blasen gegen den Strich das Fell aufgerichtet und zuerst die Grenze gesucht, auf der die ersten Spitzen der neuen Haargeneration durch die Epidermis brachen, dann die Grenze, von der an alle Haare der alten Haargeneration ausgefallen waren.

Für die Bestimmung der Körpermaße und für die Haarwechseluntersuchungen war es nötig, Jungtiere ab dem 25. Lebenstag kurzfristig mit Äther zu betäuben.

Für Temperaturmessungen stand ein elektronisches Thermometer Thermophil Type 4416 mit 0,5 °C Ablesegenauigkeit zur Verfügung.

Die rechnerische und statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte nach Simpson et al. (1960) und Sachs (1978).

Ergebnisse

Geschlechtsreife

Zur Bestimmung der Geschlechtsreife der ♂ wurden insgesamt 31 Tiere in 5 Altersstufen abgetötet und auf Spermien hin überprüft. Der Anteil geschlechtsreifer und nicht geschlechtsreifer ♂ und die Hodengewichte sind aus Tab. 1 zu ersehen. Mit 90 Tagen ist kein, ab 200 Tagen sind alle ♂ geschlechtsreif. Mit 150 Tagen liegt der Anteil geschlechtsreifer ♂ bei 50 %. Tab. 2 vergleicht Gewicht, Kopfrumpflänge und Hodengewicht der geschlechtsreifen mit den noch nicht geschlechtsreifen Tieren je einer Altersgruppe. Es zeigt sich, daß innerhalb einer Altersgruppe zunächst die kleineren ♂ geschlechtsreif werden, und daß dieser Trend mit zunehmendem Alter verlorengeht. So waren nicht geschlechtsreife ♂ mit 120 Tagen 50 % schwerer als geschlechtsreife, mit 150 Tagen 17 % und mit 180 Tagen nur noch 4 %. Bei ♀ wurde der Beginn der Geschlechtsreife anhand des Alters Erstgebärender ermittelt. Es betrug bei insgesamt 12 ♀ einmal 130 Tage, je zweimal 165, 180 und 190 Tage und je einmal 205, 240, 250, 330 und 415 Tage. Bei einer Tragzeit von 20 Tagen (siehe unten) hat demnach die erste erfolgreiche Kopula mit 110 Tagen stattgefunden, mit 160 Tagen sind 50 % der ♀ belegt.

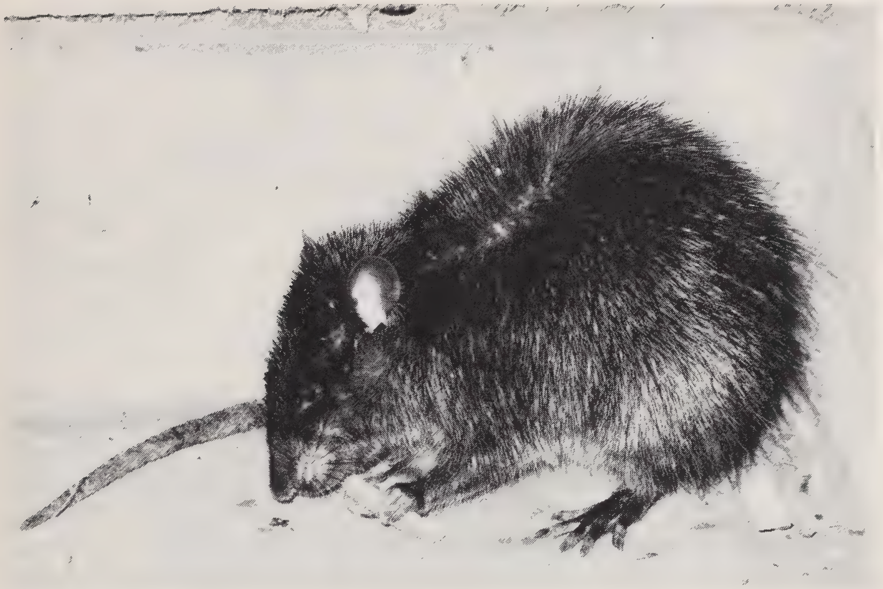


Abb. 1: *Bandicota indica*, ausgewachsenes Männchen.

Tabelle 1: Anzahl, prozentualer Anteil und Hodengewicht in g geschlechtsreifer (⊕) und nicht geschlechtsreifer (⊖) ♂ von *Bandicota indica.*

	⊕			⊖		
Alter	n	%	Ho	n	%	Ho
90	0	0	—	7	100	0,7
120	3	100	1,6	0	0	—
150	3	50	1,8	3	50	1,1
180	7	70	1,9	3	30	0,8
200	5	100	3,5	0	0	—

Tabelle 2: Vergleich von Gewicht (G), Kopfrumpflänge (KR) und Hodengewicht (Ho) geschlechtsreifer (⊕) und nicht geschlechtsreifer (⊖) ♂ von *Bandicota indica.* + + + = hoch signifikant ($p \leqq 0.001$), + + = signifikant ($p \leqq 0.01$), + = schwach signifikant ($p = 0.05$), n.s. = nicht signifikant.

	G			KR			Ho		
Alter	⊕	⊖	p	⊕	⊖	p	⊕	⊖	p
120	614	919	+ + +	25.1	27.1	+ +	1.6	—	—
150	892	1046	+ +	27.9	28.4	n.s.	1.8	1.1	+
180	1039	1082	n.s.	28.7	29.3	n.s.	1.9	0.8	+

Tragzeit und Geburt

Es ist mir in keinem Fall gelungen, die Tragzeit exakt zu bestimmen, d. h. Kopula und Geburt auf den Tag genau festzulegen.

Ein ♀ warf 21 Tage, ein anderes 22,5 Tage nach Zusammensetzen mit dem ♂. Bei beiden ♀ war es der dritte Wurf. Im zweiten Fall handelte es sich um zwei sich fremde Tiere, die 24 Stunden lang sehr unverträglich waren, so daß ich in beiden Fällen eine Tragzeit von 20 bis 21 Tagen annehme.

Eine Geburt mit 7 Jungen konnte ich vom 4. Jungtier an beobachten. Das ♀ saß mit nach vorn gestreckten Hinterbeinen auf der Schwanzwurzel und ergriff im Augenblick der Geburt das Junge mit Vorderpfoten und Schnauze. Darauf folgte die Nachgeburt, die es sofort fraß. Nach dem Abnabeln begann das ♀ das Junge kräftig abzulecken. Die übrigen drei Jungtiere folgten in 10minütigem Abstand. Dabei wurde mit einer ersten Wehe jeweils der Kopf herausgedrückt, dann folgte nach einer Pause von 2 bis 3 Sekunden der Körper. Die Geburt selbst dauerte nur ca. 5 Sekunden.

Wurfabstände

Wie Tab. 3 zeigt, variieren die Abstände zwischen zwei Würfen sehr stark. Zwischen den beiden ersten Würfen scheinen sie etwas größer zu sein als bei den nachfolgenden. Der Unterschied ist nicht signifikant. Der Mindestabstand beträgt 40 Tage, auch dann, wenn nach der Geburt die Jungtiere entfernt wurden und ♂ und ♀ zusammenblieben. Ein Postpartum-Östrus lag also wohl in keinem Fall vor.

Tabelle 3: Wurfabstände bei *Bandicota indica* (in Tagen).

Abstand zw. Wurf Nr.:	Einzelwerte (Tage)						$\bar{x}$
1 u. 2	40,	60,	70,	70,	100,	140	80
2 u. 3	40,	45,	50,	80,	105		64
3 u. 4	55						55

Wurfgröße

Bei insgesamt 25 Würfen mit 171 Jungtieren betrug die durchschnittliche Wurfgröße 6,84 ± 0,52, das Minimum 2 und das Maximum 13 Jungtiere. In je einem Wurf waren 2, 9, 10 und 13 Junge, in je 2 Würfen 5 und 11 und in 3 Würfen 6 Jungtiere. 8 Neugeborene waren in 4 Würfen und 4 und 7 Junge jeweils in 5 Würfen.

Eine Abhängigkeit der Wurfgröße vom Gewicht des ♀ läßt sich nicht feststellen. Dagegen besteht eine Korrelation der Wurfgröße mit der Wurfzahl und dem Alter des ♀. Der erste Wurf ist immer der kleinste, bei 67 % ist der dritte Wurf am größten. Der Unterschied zwischen dem ersten und zweiten Wurf ist signifikant ($p = 0.01$). Des geringen Materials wegen ist die Altersabhängigkeit nicht sehr deutlich. Bei einer groben Einteilung der ♀ bis 300 und über 300 Tage alt ist die Wurfgröße $\overline{x}$: $\overline{x} = 6.0$ ($n = 15$) für ♀ jünger als 300 Tage und $\overline{x} = 8.1$ ($n = 10$) für ♀ 300 Tage und älter. Der Unterschied ist schwach signifikant ($p = 0.05$).

Geschlechterverhältnis

Von insgesamt 171 Jungtieren waren 93 ♂ und 78 ♀, das entspricht 54,4 % und 45,6 %. Auf ein ♀ kamen 1.19 ♂.

Geburtszustand

Als Nesthocker werden junge *B. indica* sehr unselbständig geboren, sie sind taub, blind und nackt. Unmittelbar nach der Geburt besitzt ihre Haut eine milchigweiße Farbe, doch bereits 5 Minuten später wird sie so stark durchblutet, daß sie rosa ist. Mit Ausnahme der Ohrmuscheln ist sie unpigmentiert. Im Bereich des Bauches schimmern die Eingeweide, vor allem die Leber und nach dem ersten Säugen der weiße Magen durch. Die Jungen sind mit Ausnahme der Vibrissen unbehaart. Die Augäpfel schimmern dunkel durch die verwachsenen Lider. Die Ohrmuscheln sind nach vorne über die Gehörgänge geklappt und mit der Kopf-

Tabelle 4: Gewichte und Körpermaße von 77 ♂ und 65 ♀ neugeborener *Bandicota indica*. G = Gewicht in g, KR = Kopfrumpflänge in cm, S = Schwanzlänge in cm, HF = Hinterfußlänge in mm, V = Vibrissenlänge in mm.

		x	s^2	min.	max.	p
G	♂	10.54 ± 0.15	1.799	7.1	13.9	$p < 0.0001$
	♀	9.43 ± 0.14	1.218	6.6	12.5	
KR	♂	5.50 ± 0.03	0.075	4.9	6.2	$p < 0.0001$
	♀	5.20 ± 0.04	0.087	4.0	5.9	
S	♂	1.98 ± 0.02	0.023	1.6	2.3	$p < 0.02$
	♀	1.91 ± 0.02	0.029	1.4	2.3	
HF	♂	10.38 ± 0.06	0.248	9.0	11.4	$p < 0.001$
	♀	10.08 ± 0.06	0.200	9.0	11.0	
V	♂	2.74 ± 0.06	0.216	1.7	3.6	$p < 0.01$
	♀	2.50 ± 0.06	0.205	1.6	3.8	

haut noch verbunden, sie sind auf der Außenseite pigmentiert. Die Zehen sind alle vollständig miteinander verwachsen, die Krallen bereits ausgebildet aber noch biegsam und weich. Die Mobilität Neugeborener ist sehr gering. Sie können sich um ihre eigene Längsachse drehen, z. B. von der Rücken- in die Bauchlage, vorwärts kriechen können sie dagegen nicht.

Tab. 4 zeigt die Geburtsgewichte und Körpermaße von 77 ♂ und 65 ♀ aus 20 Würfen. Neugeborene ♂ sind signifikant größer als ♀, sie sind 12 % schwerer und ihre Kopfrumpflänge übertrifft die der ♀ um 6 %.

Das Skelett

Der Geburtszustand des Skeletts und die Skelettentwicklung bis zum Alter von 25 Tagen wurden an 33 Ratten untersucht. 15 Tiere davon hatte ich 0-tägig abgetötet, 3 mit 2 Tagen, je zwei mit 4, 6, 8, 10, 15 und 20 Tagen und drei mit 25 Tagen. Die enthäuteten und ausgenommenen Ratten wurden wie beschrieben gefärbt und anschließend bei 10—25 facher Vergrößerung untersucht. Bei der folgenden Darstellung der Ergebnisse soll sofort auf die Unterschiede zum Skelett von *Rattus norvegicus* hingewiesen werden. Die Daten zu *Rattus* entstammen der Arbeit von Schröter (1981).

Schädel: Mit Ausnahme der Ohrregion sind bei *B. indica* alle den Schädel nach außen begrenzenden Knochen bei der Geburt vorhanden (Abb. 2). Dorsal existiert eine große Fontanelle zwischen den Parietalia und den Frontalia. Tab. 5 gibt die Verwachsungszeiten der dorsalen Schädelknochen an. In der Ohrregion sind bei der Geburt die spätere Bulla tympani als halbkreisförmiger Knochenring und der Malleus vorhanden. Bei 2 der 15 untersuchten Tiere fehlte der Malleus (wie bei *Rattus*). 4 Tiere (27 %) besaßen zusätzlich bereits ein kleines Verknöcherungszentrum des Perioticums. Incus und Stapes erscheinen mit 4 Tagen. Während der ersten 10 Tage wächst das Perioticum bis zur relativen Endgröße, das Tympanicum hat in dieser Zeit einen Entwicklungsstillstand. Vom 10. Tag an vergrößert sich das Tympanicum und umschließt halbkugelförmig

Tabelle 5: Verwachsungszeiten der dorsalen Schädelknochen bei *Bandicota indica* und *Rattus norvegicus* (in Tagen; Angaben zu *Rattus* aus Schröter 1981).

Name	*Bandicota*	*Rattus*
Frontalia mit Parietalia	2	6
Parietalia mit Squamosum	4	
Nasalia mit Frontalia	6	10
Interparietale mit Supraoccipitalia	10	2
Praemaxillare mit Frontale	15	5
Frontalia untereinander	20	16
Parietalia untereinander	20	17
Interparietale mit Parietalia	20	12

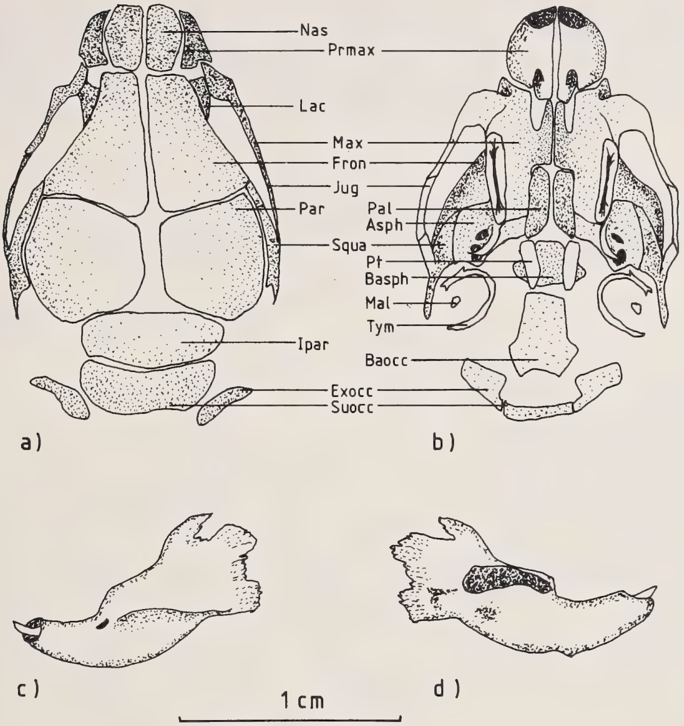


Abb. 2: Geburtszustand des Schädels bei *Bandicota indica*; a) dorsal, b) ventral, c) Dentale lateral, d) Dentale medial. Asph = Alisphenoid, Baocc = Basioccipitale, Basph = Basisphenoid, Exocc = Exoccipitale, Fron = Frontale, Ipar = Interparietale, Jug = Jugale, Lac = Lacrimale, Mal = Malleus, Max = Maxillare, Nas = Nasale, Pal = Palatinum, Par = Parietale, Prmax = Praemaxillare, Pt = Pterygoid, Squa = Squamosum, Suocc = Supraoccipitale, Tym = Tympanicum.

die Gehörknöchelchen. Am 15. Tag haben Malleus, Incus und Stapes ihre endgültige Gestalt erreicht und bilden eine funktionsfähige Übertragungseinheit. Der Schädel ist jetzt nach allen Seiten knöchern abgeschlossen. Das Dentale ist bei der Geburt caudal noch nicht ausdifferenziert (Abb. 2c, d). Der Nagezahn des Unterkiefers ragt schon über das Dentale hinaus.

Extremitäten und ihre Gürtel: Der Schultergürtel von *Bandicota* besteht aus der Scapula und der Clavicula, die beide bei der Geburt vorhanden sind (Abb. 3a). Ein Epicoracoid, das später mit der Scapula verwächst, tritt am 8. Tag auf (bei *Rattus* am 3. Tag).

Ober- und Unterarm bestehen bei der Geburt aus den Diaphysen von Humerus, Ulna und Radius, die Hand aus den Diaphysen der Metacarpalia II—V und der Phalangen. Lediglich die 2. Phalangen der Strahlen I und V fehlen (bei *Rattus* die der Strahlen I—V). Zwei Tiere (13 %) besaßen die 2. Phalangen II—IV noch nicht, bei 5 Tieren (33 %) war die 2. Phalange V bereits vorhanden. Tab. 6 gibt das Auftreten der Epiphysen des Arms und der Handknochen an.

Tabelle 6: Entstehungszeiten der Epiphysen des Arms und der Handknochen bei *Bandicota indica* und *Rattus norvegicus* (in Tagen; Angaben zu *Rattus* aus Schröter 1981).

Name	*Bandicota*	*Rattus*
proximale Humerusepiphyse	8	9
distale Humerusepiphyse	10	10
proximale Ulnaepiphyse	10	14
distale Ulnaepiphyse	10	9
proximale Radiusepiphyse	20	11
distale Radiusepiphyse	10	9
Handwurzelknochen	10—15	9—15
Metacarpale I	6	11
Epiphysen Metacarpalia I—V	10—15	11
2. Phalange V	2	3
2. Phalange I	6	9
Epiphysen der Phalangen	15—20	13—14

Tabelle 7: Entstehungszeiten der Epiphysen des Beines und der Fußknochen bei *Bandicota indica* und bei *Rattus norvegicus* (in Tagen; Angaben zu *Rattus* aus Schröter 1981).

Name	*Bandicota*	*Rattus*
proximale Femurepiphyse	20	20
distale Femurepiphyse	10	10
proximale Tibiaepiphyse	8	10
distale Tibiaepiphyse	8	9
proximale Fibulaepiphyse		27
distale Fibulaepiphyse	15	13
Calcaneusepiphyse	20	15
Talus	2	3
Cuboid	10	11
1. Cuneiforme	15	11
2. Cuneiforme	15	15
3. Cuneiforme	15	12
Tibiale	20	18
Naviculare	20	14
Epiphysen Metatarsalia I—V	15—20	13—16
2. Phalangen I—V	2	3
Phalangenepiphysen	20	15—18

Die Knochen des Beckengürtels Ilium, Ischium und Pubis sind bei der Geburt vorhanden aber nicht miteinander verwachsen (Abb. 3b). Während bei *Rattus* am 22. Tag das Os acetabuli entsteht und sich am 24. Tag Ischium und Pubis distal verbinden, erfolgt bei *Bandicota* die Bildung des Os acetabuli und die Verwachsung der Beckengürtelknochen erst nach dem 25. Tag.

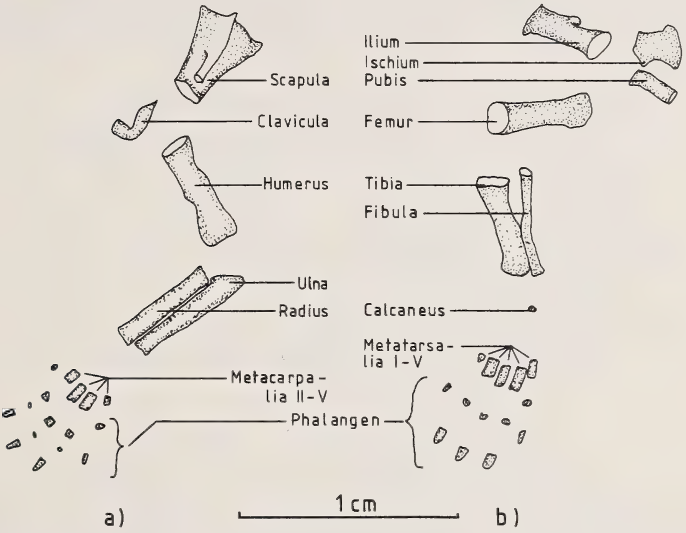


Abb. 3: Geburtszustand der a) linken Vorderextremität und des Schultergürtels und der b) linken Hinterextremität und des Beckengürtels bei *Bandicota indica.*

In Ober- und Unterschenkel sind im Geburtszustand die Diaphysen von Femur, Tibia und Fibula vorhanden. Das Skelett des Fußes besteht wie bei *Rattus* aus dem Calcaneus, den Metatarsalia und allen 1. und 3. Phalangen. Bei 2 Tieren (13 %) fehlte der Calcaneus, bei zweien war der Talus bereits angelegt. 6 Tiere (40 %) besaßen zusätzlich die 2. Phalangen. Tab. 7 gibt die Entstehungszeiten der Epiphysen des Beines und der Fußknochen an.

Axialskelett: Das Axialskelett einer neugeborenen *B. indica* ist in Abb. 4 dargestellt. Vom Atlas sind neben den Neuralbögen das Hypozentrum I, das später mit den Neuralbögen den Atlasring bildet, und das Pleurozentrum I vorhanden, das als Processus odontoides mit dem Wirbelkörper des Epistropheus verwächst (Abb. 4b). Von den Halswirbeln II—VII sind die Neuralbögen und Wirbelkörper vorhanden. Bei *Rattus* fehlen bei der Geburt noch das Pleurozentrum I und der Wirbelkörper des Epistropheus. Bei *B. indica* verschmelzen die Neuralbögen der Halswirbel I—III am 20., die restlichen erst nach dem 25. Tag. Bei *Rattus* ist die dorsale Verwachsung aller Halswirbel am 24. Tag abgeschlossen. Von den 13 Brustwirbeln sind bei der Geburt jeweils die Neuralbögen und der Wirbelkörper angelegt. Dorsal verwachsen die Neuralbögen mit Ausnahme des 1. Wirbels bis zum 20. Tag (*Rattus* 18. Tag), ventral verschmelzen sie erst nach dem 25. Tag (bei *Rattus* bis zum 24. Tag). Die dorsalen Hauptstücke der Rippen sind bei der Geburt verknöchert, die Bildung der ventralen Sternalteile beginnt mit 20 Tagen. Das Brustbein besteht bei der Geburt aus dem Manubrium und 5 Sternebrae (Abb. 4c). Bei 6 Tieren (40 %) war die 4. Sternebra paarig angelegt. Von den 6 Lendenwirbeln sind bei der Geburt ebenfalls die Neuralbögen und der Wirbelkörper angelegt. Die Neuralbögen ver-

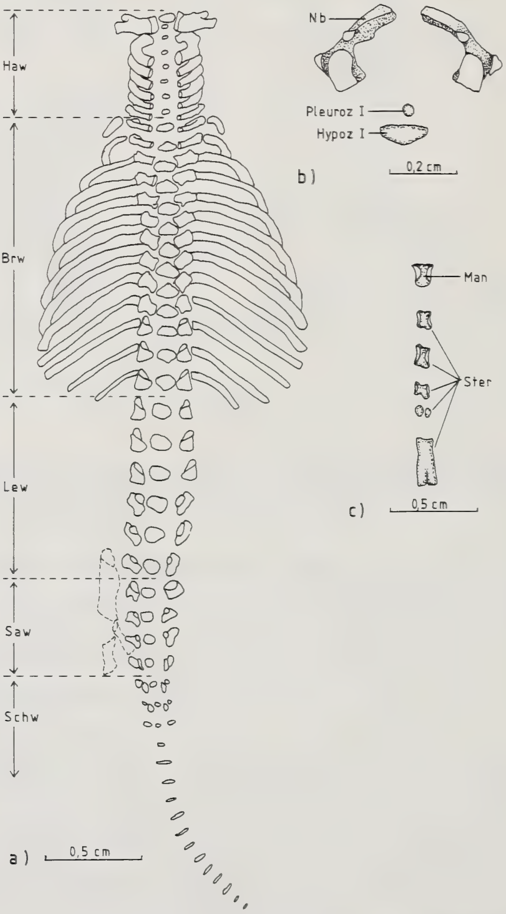


Abb. 4: Geburtszustand des Axialskeletts bei *Bandicota indica*; a) Dorsalansicht, b) Atlas von cranial, c) Sternum von ventral. Brw = Brustwirbel, Haw = Halswirbel, Hypoz I = Hypozentrum I, Lew = Lendenwirbel, Man = Manubrium, Nb = Neuralbogen, Pleuroz I = Pleurozentrum I, Saw = Sacralwirbel, Schw = Schwanzwirbel, Ster = Sternebrae.

schmelzen dorsal zwischen dem 10. und 20. Tag, ventral verwachsen sie mit dem Wirbelkörper nach dem 25. Tag (bei *Rattus* dorsal zwischen dem 14. und 18., ventral zwischen dem 18. und dem 20. Tag). Bei den 4 Sacralwirbeln erfolgt die Verschmelzung der Neuralbögen untereinander und mit dem Wirbelkörper innerhalb der ersten 10 Tage (*Rattus* 15 Tage), also erheblich früher als bei den übrigen Wirbeln. Bei *B. Indica* ist mit 25 Tagen die Pars lateralis des Sacralwirbels I mit dem Ilium verwachsen. Die Verschmelzung der Sacralwirbel zum Sacrum erfolgt viel später (bei *Rattus* mit 62—89 Tagen). Die Schwanzwirbelzahl adulter Pestratten betrug bei 3 vollständigen Skeletten je einmal 27, 28 und 29 Wirbel (*Rattus* 27). Bei den 15 Neugeborenen waren durchschnittlich 16, 4 ± 1,0 Wirbel vorhanden, minimal 10 und maximal 21. *Rattus* besitzt bei der Geburt 7 Schwanzwirbel. Mit 20 Tagen sind bei *B. indica* alle Wirbel angelegt *(Rattus* 17 Tage). Bei den Schwanzwirbeln I und II sind bei der Geburt neben den Neuralbögen und dem Wirbelkörper noch 2 gesonderte Knochenkerne der Processus transversi vorhanden. Sie bestehen also aus 5 Knochenkernen, die mit 2 Tagen bereits untereinander verschmolzen sind. Schwanzwirbel III besteht aus den Neuralbögen und dem Körper, ab Nummer IV sind nur noch die Wirbelkörper ausgebildet. Zuletzt sei noch erwähnt, daß die ♂ vom 4. Tag an einen Penisknochen besitzen.

Körperliche Entwicklung

Merkmale der körperlichen Entwicklung sind bei jungen Ratten neben der später zu behandelnden Gewichts- und Größenzunahme, die quantitativ faßbar sind, qualitative Veränderungen wie Zehentrennung, Ohren- und Augenöffnung, Zahndurchbruch und Veränderungen von Verhaltensmustern, wie der Bewegungsweise

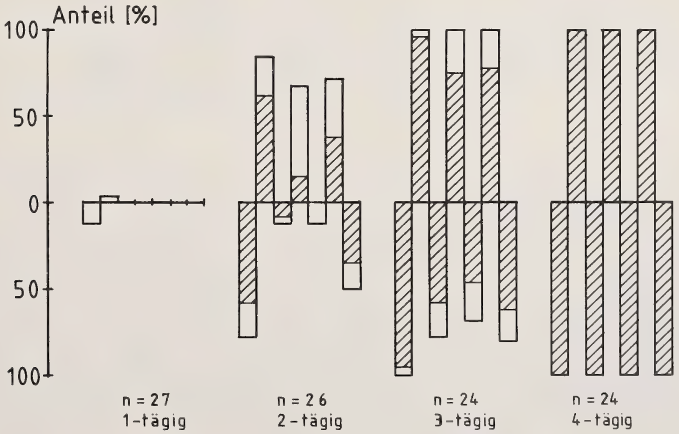


Abb. 5: Zehentrennung bei *Bandicota indica* am linken Vorder- und Hinterfuß; schraffiert = vollständig getrennt, unschraffiert = unvollständig getrennt, weitere Erläuterungen siehe Text.

oder der Nahrungsaufnahme. Die qualitativen Entwicklungsprozesse sind Inhalt dieses Kapitels.

Die Zehentrennung beginnt bei einem Teil der eintägigen Tiere und ist mit 4 Tagen bei allen abgeschlossen. Abb. 5 zeigt den Verlauf. Dabei symbolisieren die jeweils nach oben orientierten Balken die drei Zwischenräume der vier Vorderzehen, die nach unten zeigenden Balken die der fünf Hinterzehen. Der linke Balken stellt den Zwischenraum der beiden äußeren Zehen dar, also zwischen Strahl V und IV, der rechte Balken den der beiden inneren Zehen, also zwischen Strahl III und II vorne und II und I hinten. In der Ordinate ist der prozentuale Anteil der Tiere mit Zehentrennung aufgetragen. Sie beginnt an der Außen- und Innenseite eher als in der Mitte und läuft an der Hand schneller ab als am Fuß. Im Alter von 4 Tagen ist sie immer abgeschlossen.

Das Aufrichten der Ohrmuscheln beginnt mit 2 Tagen und ist ebenfalls mit 4 Tagen beendet (Abb. 6). Die äußere Öffnung des Gehörganges ist aber bis zum 20. Tag verschlossen.

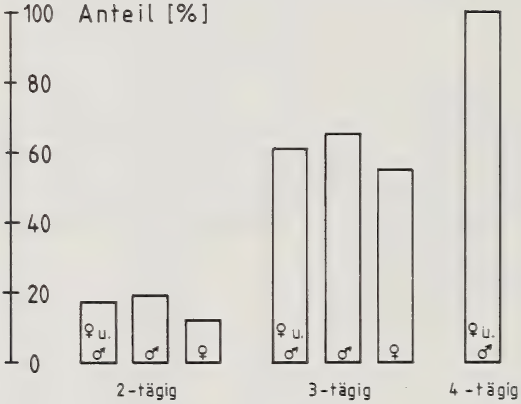


Abb. 6: Prozentualer Anteil aufgerichteter Ohren bei *Bandicota indica* (n = 53).

10-tägig bilden sich bei den ♀ die Zitzen, ausnahmslos 6 auf jeder Seite.

Die Augen öffnen sich im Alter von 15—18 Tagen (Abb. 7), beide meist am gleichen Tag, selten mit einer Differenz von bis zu 24 Stunden.

Die Incisivi brechen als erste Zähne zwischen 10 und 14 Tagen durch, die unteren vor den oberen. Die M^1 folgen zwischen 22 und 26, die M^2 zwischen 26 und 38, die M^3 zwischen 60 und 90 Tagen.

Wie bereits erwähnt sind junge *B. indica* zunächst nur in der Lage, sich um ihre Körperlängsachse zu drehen. Mit 4 Tagen beginnt die Kriechphase: auf dem

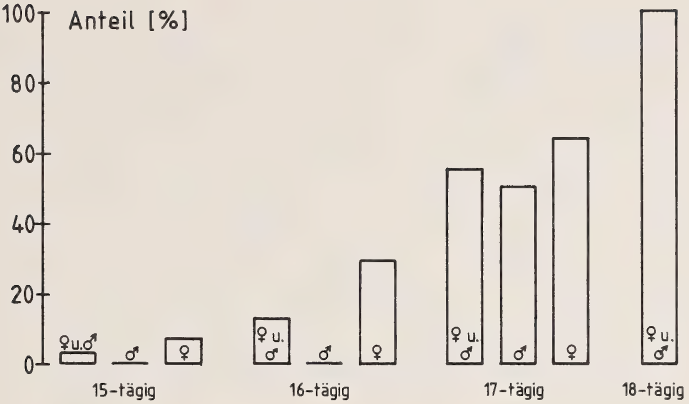


Abb. 7: Prozentualer Anteil geöffneter Augen bei *Bandicota indica* (n = 16).

Bauch liegend stoßen sie sich mit ihren Hinterbeinen vorwärts. Bei einer Störung am Nest robben sie so sternförmig auseinander und verschwinden nach kurzer Zeit in der seitlichen Neststreu. Mit 8 Tagen beginnen die Jungtiere auf 4 Beinen mit vom Boden abgehobenem Körper zu laufen, zunächst nur kurze Strecken, bald aber schnell und ausdauernd. Dabei benutzen sie ihren Schwanz nicht nur zum balancieren, sondern im Gegensatz zu Adulten beim klettern auch als Stütze und zum greifen. Mit 16 Tagen verlassen sie zum ersten Mal, ab 22 Tagen regelmäßig das Nest. In diesem Alter beginnen sie selbständig zu fressen. 24 Tage ist der letzte Termin an dem ich das ♀ noch säugend gesehen habe. Bei 3 Tieren, die ich 25-tägig abgetötet hatte, waren die Mägen prall voll Milch. Die Blinddärme, mit 20 Tagen noch sehr klein, waren nun mächtig entwickelt und mit einem grünen Brei gefüllt. Die Umstellung von Muttermilch auf feste Nahrung beginnt also mit ca. 20 Tagen und zieht sich über mehrere Tage, eventuell über eine ganze Woche hin.

Gewichtsentwicklung

Abb. 8 zeigt die Gewichtsentwicklung und die Wachstumsraten von 6 Würfen mit insgesamt 25 ♂ und 9 ♀ während der ersten 6 Monate. Bis zum 20. Tag unterscheiden sich die Gewichte der ♂ und ♀ nur wenig. Ungefähr ab dem 30. Tag werden die ♂ deutlich schwerer als die ♀, der Abstand vergrößert sich nun ständig. In beiden Geschlechtern ist die geometrische Wachstumsrate, also das prozentuale Wachstum pro Tag, in der ersten Dekade mit ca. 12 % am größten. Das Maximum des absoluten Wachstums, d. h. der Gewichtszunahme pro Tag, liegt bei den ♂ zwischen 60 und 70 Tagen bei 11,1 g/Tag, bei den ♀ zwischen 50 und 60 Tagen bei 8,4 g/Tag. Die Zunahme scheint bei ♂ mit 6 Monaten noch nicht abgeschlossen. Bei den ♀ findet ab 140 Tagen ein leichter Gewichtsrückgang statt, der auf Erstgeburten beruht.

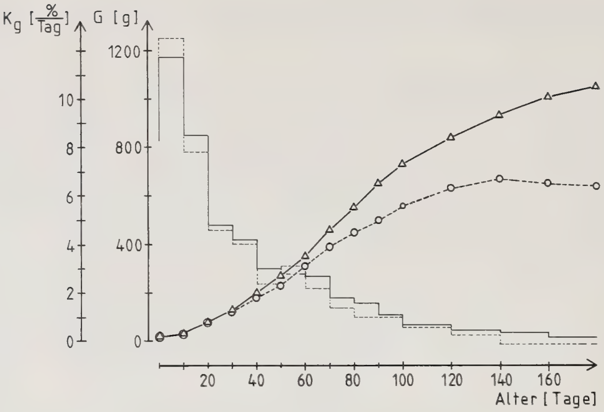


Abb. 8: Gewicht (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ durchgezogen, ♀ gestrichelt.

Ein Einfluß von Geburtsgewicht und Wurfgröße auf die Gewichtsentwicklung war bei den untersuchten Würfen nicht festzustellen. Ein Rückgang der absoluten Zuwachsraten oder gar ein Gewichtsverlust während der Nahrungsumstellung läßt sich, auch bei Meßintervallen von 2 Tagen, in keinem Fall feststellen. Dies liegt meines Erachtens an der relativ langen Übergangszeit, in der die Jungtiere sowohl Muttermilch als auch feste Nahrung aufnehmen.

Entwicklung der Körpermaße

Zur Darstellung der Entwicklung der Körpermaße habe ich bei 19 ♂ und 6 ♀ regelmäßig die Kopfrumpf-, Schwanz-, Hinterfuß und Ohrlänge bestimmt. In den Abbildungen 9 bis 12 sind die Ergebnisse dargestellt. Wie bei der Gewichtsentwicklung ist die geometrische Wachstumsrate in der ersten Dekade am größten, bei ♀ stets größer als bei ♂. Im Gegensatz dazu verlaufen die Wachstumskurven aller Körpermaße jedoch während der ersten Lebenswochen sehr steil, um dann allmählich oder plötzlich abzuflachen. Das heißt, die absoluten Zuwachsraten, die bei der Gewichtsentwicklung zwischen 60 und 70 Tagen am größten waren, erreichen hier alle in der zweiten Dekade ihr Maximum, und zwar bei der Kopfrumpflänge 3,6 mm/Tag bei ♂ und 3,3 mm/Tag bei ♀, bei der Schwanzlänge 4,3 und 3,8, bei der Hinterfußlänge 1,3 und 1,2 und bei der Ohrlänge 0,8 mm/Tag in beiden Geschlechtern. In Bezug auf die Endgröße der Organe sind diese Werte der Hinterfuß- und der Ohrlänge sehr groß, nämlich 2,2 % bzw. 2,7 %. Entsprechend früh ist hier das Wachstum abgeschlossen. Die Hinterfüße haben mit 120 Tagen, die Ohren bereits mit 90 Tagen ihre endgültige Größe erreicht. Dabei haben die Ohren mit 30 Tagen schon 80 % ihrer Endlänge. Sie erscheinen daher für eine Altersbestimmung im ersten Lebensmonat besonders geeignet.

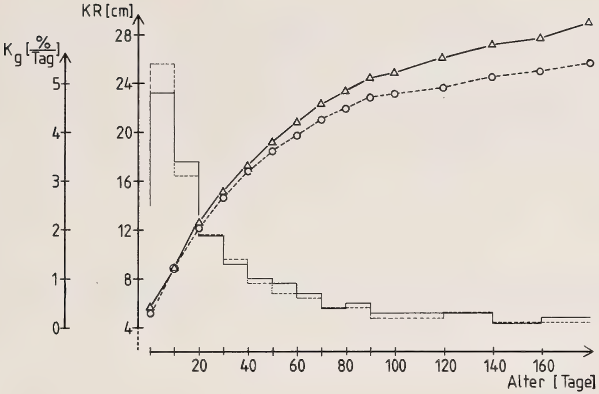


Abb. 9: Kopfrumpflänge (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ druchgezogen, ♀ gestrichelt.

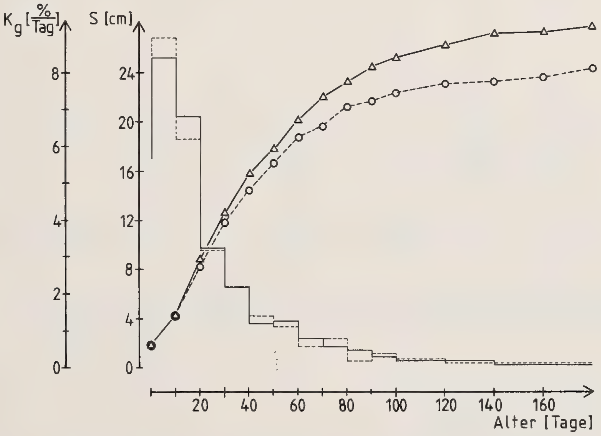


Abb. 10: Schwanzlänge (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ durchgezogen, ♀ gestrichelt.

Haarwachstum und Haarwechsel

Wie bereits erwähnt, sind die neugeborenen Ratten mit Ausnahme der Vibrissen unbehaart. Anzeichen für den Beginn des Haarwachstums ist die Pigmentierung der Haut, die auf der Aktivierung der Melanocyten, die die Haarwurzeln mit Melanin versorgen, beruht. Bei *B. indica* beginnt die Pigmentierung am 2. Lebenstag im Nacken und dehnt sich von dort nach caudal und cranial aus. Bei 3-tägigen Tieren zieht sich ein ca. 1 cm breites, pigmentiertes Band von der Nasenspitze über Kopf und Rücken bis zur Schwanzwurzel. Die Ränder dieses

Streifens wandern langsam nach ventral, so daß 12 Tage alte Tiere nur noch auf dem Bauch unpigmentiert sind 4-tägig brechen auf der Rückenlinie, vom 6. Tag an in der gesamten pigmentierten Zone die ersten Haarspitzen durch. Sie sind noch unpigmentiert, fast durchsichtig und stehen sehr spärlich. Vom 8. Tag an brechen die Haare massenhaft durch. Sie besitzen nun alle Melanineinlagerungen. Zuletzt erfolgt der Haardurchbruch auf dem Bauch zwischen dem 12. und 14. Tag. Die Bauchhaut ist fast unpigmentiert, die Haare sind hellgrau.

Das Jugendfell besteht zum größten Teil aus Grannen- und Wollhaaren. Leithaare stehen vereinzelt im Rückenbereich, sie sind meist kürzer oder genauso

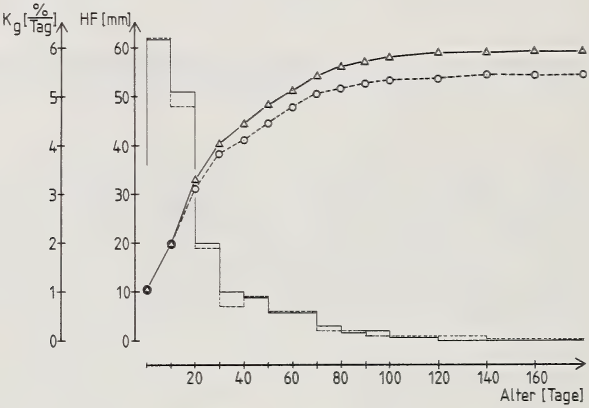


Abb. 11: Hinterfußlänge (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ durchgezogen, ♀ gestrichelt.

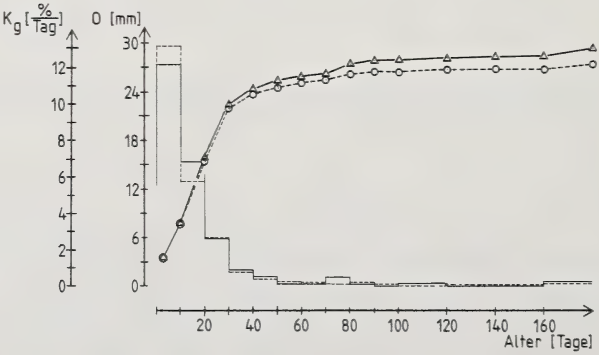


Abb. 12: Ohrlänge (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ durchgezogen, ♀ gestrichelt.

lang wie die Grannenhaare und schwer zu erkennen. Abb. 13 zeigt die Längenentwicklung von Grannenhaaren aus dem Nackenbereich eines ♂ von der Geburt bis zum ersten Haarwechsel. Das Längenwachstum beginnt mit 4 und ist mit 30 Tagen abgeschlossen. Zwischen 70 und 80 Tagen fallen die Haare aus. Der für 80 Tage angegebene Wert bezieht sich bereits auf die zweite Haargeneration.

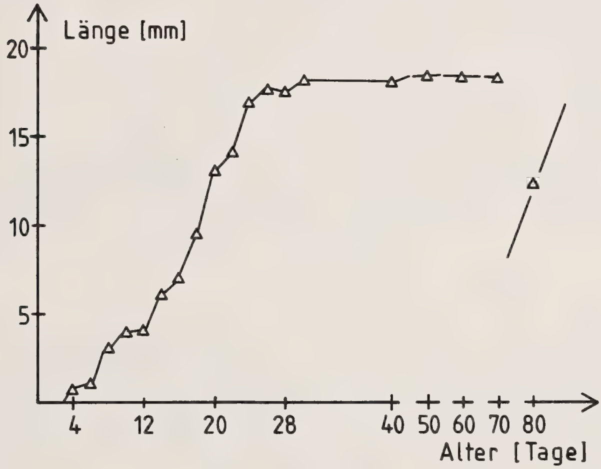


Abb. 13: Längenwachstum von Grannenhaaren des Jugendkleides bei *Bandicota indica.*

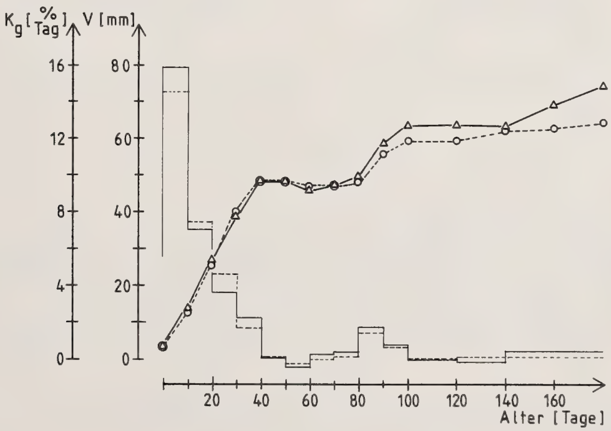


Abb. 14: Vibrissenlänge (Kurven) und geometrische Wachstumsrate (Blockdiagramm) bei *Bandicota indica.* ♂ durchgezogen, ♀ gestrichelt.

Bei der Geburt sind die Vibrissen bei ♂ durchschnittlich 2,7 mm lang, bei ♀ 2,5 mm. Wie Abb. 14 zeigt, wachsen sie innerhalb von 40 Tagen auf ihre Endlänge von knapp 50 mm. Während der folgenden 40 Tage verkürzen sie sich vermutlich durch Abnutzung. Mit 80 Tagen haben die Vibrissen der zweiten Haargeneration 50 mm erreicht, sie wachsen weiter bis über 60 mm. Mit 140 Tagen beginnt die Vibrissenlänge bei ♂ wieder zu steigen, denn nun hat die dritte Generation die zweite eingeholt und überwächst sie wieder um ca. 10 mm. Die beiden Stufen in Abb. 14 repräsentieren also den ersten und zweiten Vibrissenwechsel.

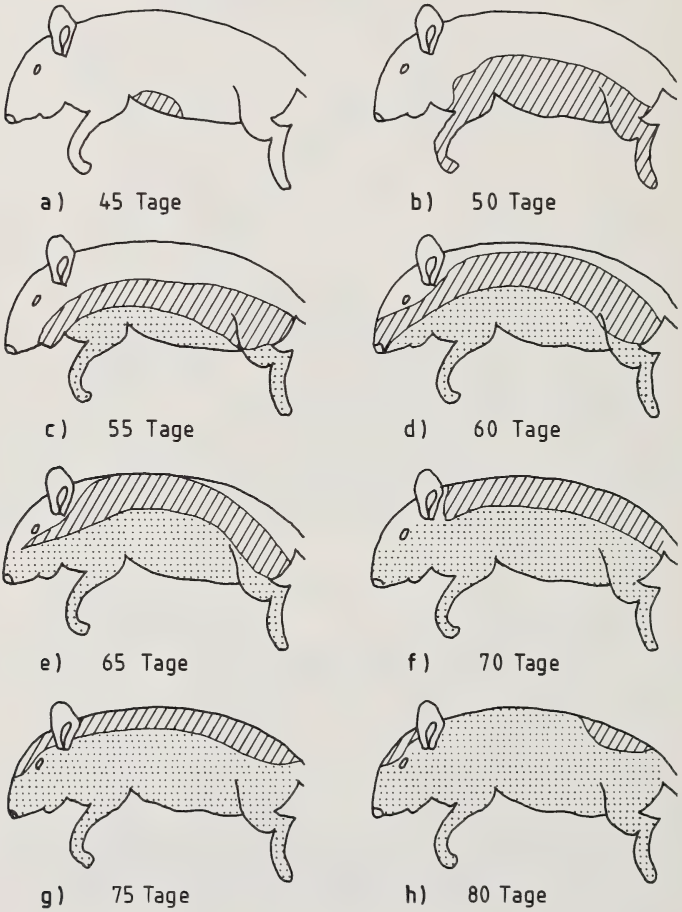


Abb. 15: Verlauf des Haarwechsels bei *Bandicota indica*; punktiert: neue Haare, schraffiert: alte und neue Haare, weiß: alte Haare.

Den Haarwechsel habe ich an 7 ♂ und 3 ♀ untersucht. Dabei habe ich den Bereich aufgenommen, an dem die alte und neue Haargeneration nebeneinander vertreten waren. Abb. 15 zeigt 8 typische Stadien, die ich in 5-tägigem Abstand bei einem ♂ aufgenommen habe. Der Haarwechsel beginnt ventral am caudalen Ende des Sternums. Von dort breitet er sich zunächst rasch über den Bauch und die Extremitäten bis ungefähr zur Mitte der Flanken aus. (Abb. 15 a, b). Von jetzt an verlangsamt er sich. Die vorderen Enden der Haarbildungszonen schwenken über den Hals und die seitlichen Kopfpartien (dabei werden auch die Vibrissen gewechselt) und wandern insgesamt auf die Rückenlinie zu (Abb. 15 c, d). Die Verschmelzung der rechten und linken Bildungszone erfolgt zunächst im Brustwirbelbereich und dehnt sich dann über den ganzen Rücken aus. (Abb. 15 e, f). Auf der Kopfoberseite brechen die neuen Haare am spätesten durch (Abb. 15 g). Hier und im Ledenwirbelbereich bleibt die alte Haargeneration am längsten stehen (Abb. 15 h). Der Haarwechsel galt dann als abgeschlossen, wenn alle alten Haare ausgefallen waren. Im Durchschnitt dauerte der Haarwechsel 43,3 Tage (Min 37, Max 50). Bei Eintrittsalter und Dauer bestehen keine geschlechtsspezifischen Unterschiede.

Thermoregulation

Neugeborene *B. indica* sind wie viele Nesthocker zunächst poikilotherm. Die Regulation ihrer Körpertemperatur erfolgt über die Nesttemperatur, die durch die Körperwärme der Mutter bestimmt wird. Bei Herausnahme aus dem Nest und einer Lufttemperatur von 20 ° C kühlen die Jungtiere in 10 Minuten bis zur Bewegungsunfähigkeit ab. Mit den im folgenden dargestellten Untersuchungen sollte geklärt werden, wann *B. indica* die Fähigkeit zur selbständigen Thermoregulation erlangt. Dazu habe ich bei drei Geschwistern eines Wurfes in 2-tägigem Abstand die Körpertemperatur, die Nesttemperatur und die Körpertemperatur des ♀ bestimmt. Das ♀ war sehr zahm, so konnte ich die Jungen einzeln aus dem Nest nehmen und ihre Körpertemperatur durch Anlegen des Fühlers des elektrischen Thermometers auf der Bauchhaut messen. Die Bauchtemperatur des ♀ betrug 35 ° bis 36 ° C. Anschließend wurden die Jungen in einem vorgekühlten Plastikgefäß 3 Minuten lang in einen Kühlschrank gestellt. Unmittelbar danach wurde erneut ihre Temperatur gemessen. Aus ΔT_1 = Körpertemperatur vorher minus Körpertemperatur nachher und ΔT_2 = Nesttemperatur minus Kühlschranktemperatur wurde ein relativer Abkühlungskoeffizent (Abko) bestimmt: Abko = $100 \times \Delta T_1/\Delta T_2$. Abko gibt also die Veränderung der Körpertemperatur in % der Änderung der Umgebungstemperatur an. Die Ergebnisse sind in den Abb. 16 und 17 dargestellt.

Die Körpertemperatur der Neugeborenen liegt zunächst mit ca. 30 ° C deutlich unter der der Adulten. Während der ersten beiden Lebenswochen steigt sie annähernd linear an und erreicht mit 14 Tagen 35 ° C und damit die Erwachsenentemperatur.

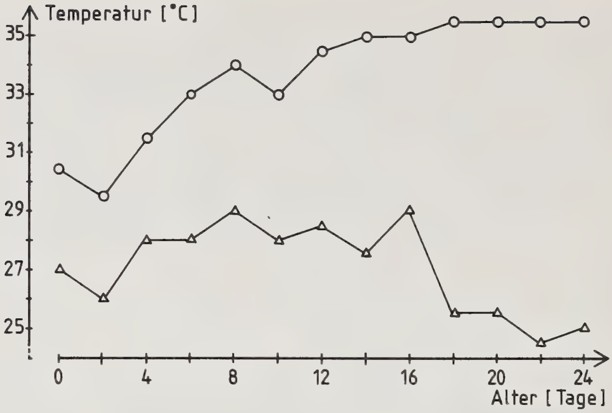


Abb. 16: Körpertemperatur der Jungtiere (○—○) und Nesttemperatur (Δ—Δ) bei *Bandicota indica.*

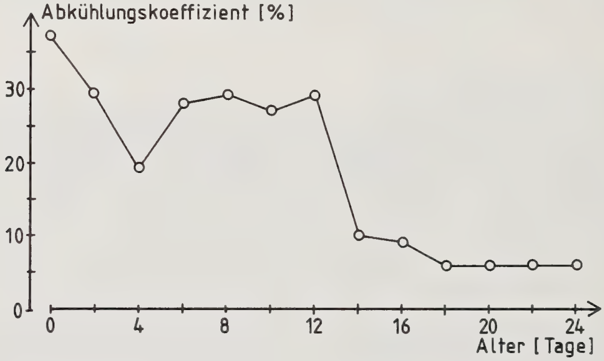


Abb. 17: Abkühlungskoeffizient bei *Bandicota indica*; Erläuterungen siehe Text.

Die Nesttemperatur schwankte in dieser Zeit zwischen 27 ° C und 29 ° C, einmal betrug sie auch 26 ° C, als das ♀ das Nest zur Futteraufnahme verlassen hatte. Vom 18. Tag an sank sie auf ca. 25 ° C. Die Kurve der Nesttemperatur besitzt, weil das ♀ das Nest verlassen hatte, bei 2, 10 und 14 Tagen relative Minima, die Kurve der Körpertemperatur aber nur bei 2 und 10 Tagen. Vom 14. Tag an reagiert die Körpertemperatur auf Änderungen der Nesttemperatur nicht mehr. Das wird ganz besonders durch die Entwicklung des Abkühlungskoeffizienten bestätigt: zwischen 0 und 12 Tagen liegt er im Durchschnitt bei 27,7 %, vom 14. Tag an bei nur noch 7,3 %. Der Abkühlungskoeffizient des ♀ betrug 7 %. Die Fähigkeit zur selbständigen Thermoregulation entwickelt sich bei *B. indica* also innerhalb von 48 Stunden. 12-tägige Ratten sind poikilotherm, 14-tägige homoiotherm.

Diskussion

Fortpflanzung

Nach Verhaltensbeobachtungen ist *B. indica* vermutlich eine Art, die ähnlich wie *Rattus rattus* und *Rattus norvegicus* in größeren Familienverbänden lebt. Freilandbeobachtungen dazu sind bisher nicht veröffentlicht. Ein gut ausgebildetes Kommunikationssystem und ein stark ritualisiertes Kampfverhalten, das Beschädigungskämpfe in noch stärkerem Maße ausschließt als bei *Rattus*, legen diesen Schluß nahe (Stempel 1983). Das war eine wichtige Voraussetzung für die Zucht dieser Art.

In der vorliegenden Arbeit wurde als Kriterium für die Geschlechtsreife bei ♂ der Nachweis von Spermien in Nebenhoden und bei ♀ die erste Trächtigkeit gewählt. Daneben gibt es andere Möglichkeiten zum Erkennen und Festlegen der Geschlechtsreife, so bei ♂ vor allem in das Scrotum eingewanderte Hoden und bei ♀ die Perforation der Vaginalmembran (Niethammer 1979). Als frühesten Termin, mit dem *B. indica* geschlechtsreif wird, habe ich für ♂ 120 und für ♀ 110 Tage ermittelt. 50 % der ♂ waren mit 150 und 50 % der ♀ mit 160 Tagen geschlechtsreif. Huang (1980) fand bei chinesischen *B. indica* bei ♂ frühestens mit 90 Tagen Spermien, die erste erfolgreiche Kopula fand bei ♀ mit 123 Tagen statt. Im Gegensatz zu vielen anderen Muriden, bei denen die ♀ vor den ♂ geschlechtsreif werden, erlangen ♂ und ♀ von *B. indica* die Geschlechtsreife ungefähr gleichzeitig, die ♂ eher früher als die ♀. Diese Angaben stammen aus Laborzuchten. In Gefangenschaft wird die Geschlechtsreife aber oft früher erreicht als im Freiland (Niethammer 1979).

Die Tragzeit von nicht laktierenden *B. indica* beträgt 20 bis 21 Tage. Für *B. bengalensis* werden 21 bis 23 Tage genannt (Sagar & Bindra 1978) für *Rattus*

Tabelle 8: Adultgewicht und Tragzeit nicht laktierender (n.lak.) und laktierender (lak.) ♀ einiger Murinae; (1) nach Khoprasert 1983 (2) nach Reichstein 1978 (3) nach Somsook 1982 (4) nach Becker 1978 (5) nach Dieterlen 1963 (6) nach Sagar & Bindra 1978 (7) vorliegende Arbeit.

Art	Gewicht	n.lak.	lak.	n.lak. und lak.
Mus caroli (1)	19	18.1	23.1	
Mus cervicolor (1)	22	17.6	21.0	
Mus musculus (2)	25			19—21
Rattus exulans (3)	50	21.7	23.6	
Rattus tiomanicus (3)	120	22.0	24.3	
Rattus rattus (4)	180			21—23
Rattus norvegicus (5)	250			22
Bandicota bengalensis (6)	300			21—23
Bandicota indica (7)	900	20—21		

norvegicus 22 Tage (Dieterlen 1963), für *Rattus rattus* 21 bis 23 Tage (Becker 1978) und für *Mus musculus* 19 bis 21 Tage (Reichstein 1978). Bei diesen Werten handelt sich es vermutlich um Mittelwerte für laktierende und nicht laktierende ♀. Bei laktierenden ♀ kann es aber auf Grund einer verzögerung Implantation der Blastocysten zu einer Tragzeitverlängerung von mehreren Tagen kommen. Die Tragzeit nicht laktierender *Mus caroli* beträgt 18 Tage (Khoprasert 1983). *Mus caroli* wiegt ausgewachsen 19 g, ♀ von *B. indica* 800 g, sie sind mehr als 40 mal schwerer. Unabhängig von Größe und Gewicht scheint die Tragzeit innerhalb der verglichenen Murinae wenig zu variieren.

Dies steht im Widerspruch zu der Regel, wonach die Tragzeit bei ähnlichem Geburtszustand mit der Körpergröße zunimmt. Bei strenger Beschränkung auf nicht laktierende ♀ ergeben sich für *Mus* kürzere Tragzeiten als für *Bandicota*, dagegen längere für *Rattus* (Tab. 8). Eventuell ist auch der Geburtszustand bei *B. indica* unreifer als bei den anderen Arten (siehe unten).

Die Wurfgröße beträgt bei *B. indica* im Durchschnitt 6,8 Tiere (Min 2, Max 13), für *B. bengalensis* ermittelte ich 6,4 (Min 3, Max 10) (Stempel 1983). Sagar und Bindra (1978) fanden bei *B. bengalensis* 5,4 Jungtiere, und Walton et al. (1978) zählten bei 226 trächtigen, im Freiland gefangenen ♀ im Mittel 7,4 Embryonen (Min. 1, Max. 14). Reichstein (1964) konnte bei der Feldmaus zeigen, daß vermutlich in Abhängigkeit vom Licht die Wurfgröße im Freiland größer als in Gefangenschaft ist. Im Sommer betrug sie für freilebende Tiere durchschnittlich 4,6 Junge, bei einem künstlichen 3-Stunden-Tag im Labor 3,3 Junge. Bei gezüchteten Wanderratten liegt die Wurfgröße bei 6,1 (Min. 1, Max. 15) (Becker 1978), bei *Mus caroli* bei 4,8 Jungen (Min. 1, Max. 9) (Khoprasert 1983). Interessant sind die großen Wurfabstände bei *B. indica.* Es ist zwar durchaus möglich, daß die nicht artgerechten Haltungsbedingungen die Fortpflanzungsbereitschaft reduziert haben. Auf der anderen Seite lebt *B. indica* in Thailand diöstrisch mit Wurfabständen von etwa 150 und 210 Tagen (Sudto et al. 1978). Eine Periodizität ließ sich im Laboratorium aber nicht feststellen.

Jugendentwicklung

Entsprechend der fast gleich langen Tragzeit vieler Arten der Unterfamilie der echten Mäuse ist der Geburtszustand bei ihnen sehr ähnlich. Das gilt für äußere Merkmale wie auch für das Skelett. Eine Ausnahme bilden die nestflüchtenden Stachelmäuse mit langer Tragzeit. Die wenigen Unterschiede im Geburtszustand des Skeletts bei *B. indica* und *Rattus norvegicus* wurden bereits genannt. Tab. 9 vergleicht die Unterschiede im Geburtszustand des Skeletts einiger Murinae. *Rattus norvegicus* ist am wenigsten weit entwickelt, *Rattus tiomanicus*, die Art mit der längsten Tragzeit nicht laktierender ♀, am weitesten. Der Geburtszustand von *B. indica* scheint im Vergleich mit den *Mus*-Arten etwas unreifer zu sein.

In der Skelettentwicklung von *B. indica* und *Rattus norvegicus* treten zwar Zeitunterschiede bei einzelnen Strukturen von bis zu 10 Tagen auf, es läßt sich

Tabelle 9: Unterschiede im Geburtszustand des Skeletts bei *Bandicota indica* (*B.i.*, vorliegende Arbeit), *Rattus norvegicus* (*R.n.*, Schröter 1981), *Rattus tiomanicus* (*R.t.*, Somsook 1982), *Rattus exulans* (*R.e.*, Somsook 1982), *Mus caroli* (*M.ca.*, Khoprasert 1983), *Mus cervicolor* (*M.ce.*, Khoprasert 1983), *Mus musculus* (*M.m.*, Johnson 1933); + = vorhanden, — = nicht vorhanden, + + + = drei Knochenkerne vorhanden.

	B.i.	*R.n.*	*R.t.*	*R.e.*	*M.ca.*	*M.ce.*	*M.m.*
Perioticum	—	—	+	+	+	+	+
Malleus	+	—	+	+	+	+	+
Epicoracoid	—	—	+	+	—	—	—
Carpalia	—	—	+ + +	—	—	—	—
Tarsalia	+	+	+ + +	—	+	—	+
2. Phalangen II—IV der Hand	+	—	—	—	+	+	+

Tabelle 10: Mittleres Adultgewicht von ♂ und ♀, Geburtsgewicht und relatives Geburtsgewicht in % des Adultgewichts bei verschiedenen Murinae; (1) nach Khoprasert 1983 (2) nach Somsook 1982 (3) nach Bentley & Taylor 1965 (4) nach Stempel 1983 (5) nach Huang 1980 (6) vorliegende Arbeit.

Art	Adult-gewicht	Geburts-gewicht	rel. Geb.-gewicht
Mus caroli (1)	19	1.1	5.6
Mus cervicolor (1)	22	1.2	5.5
Rattus exulans (2)	50	2.2	4.4
Rattus tiomanicus (2)	120	4.1	3.4
Rattus rattus (3)	180	4.9	2.7
Bandicota bengalensis (4)	280	4.7	1.7
Bandicota indica (5) aus China	660	8.8	1.3
Bandicota indica (6) aus Thailand	900	10.0	1.1

zunächst aber nicht allgemein angeben, daß eine Art sich schneller entwickeln würde als die andere. Ungefähr vom 20. Tag an besitzt *Rattus* vor allem im Axialskelett einen Entwicklungsvorsprung. Das gilt auch für die Entwicklung äußerer Merkmale. Wie Abb. 18 zeigt, bestehen während der ersten Lebenswoche zwischen *B. indica*, *B. bengalensis*, *Rattus norvegicus* und *Mus caroli* kaum Unterschiede. Vom 10. Tag an beginnt sich ein Entwicklungsgefälle von *M. caroli* und *R. norvegicus* nach *B. indica* abzuzeichnen. Es wird besonders deutlich im Molarendurchbruch und dem Beginn der Selbständigkeit. Vergleicht man dazu die Adult- und Geburtsgewichte einiger Murinae (Tab. 10, Abb. 19), wird der verbreitete Trend deutlich, mit steigendem Adultgewicht das relative Geburtsgewicht zu verringern. Abb. 19 zeigt das relative Geburtsgewicht aufgetragen gegen log G. Die Regressionsgerade lautet: $y = -2{,}84 \log G + 9{,}22$. Das heißt, daß bei einem 10 x höheren Adultgewicht das relative Geburtsgewicht (in %) um 2,8 kleiner ist.

Tab. 11 vergleicht das Alter der ♂ einiger Murinae, mit dem sie 66,7 % des Gewichtes und der Körpermaße adulter Tiere erlangen. Innerhalb einer Art erreichen die Hinterfuß- und die Ohrlänge diese Marke am ehesten, das Gewicht zuletzt. Mit zunehmender Körpergröße der Art verlängert sich diese Wachstumsphase. Eine Ausnahme bildet *B. indica* aus Thailand, die deutlich eher die ⅔ Marke passiert als die kleinere *B. indica* aus China, und sich ungefähr so schnell entwickelt wie die wesentlich kleinere *B. bengalensis.*

Tabelle 11: Adultgewichte der ♂ in g und das Alter in Tagen, mit dem ⅔ des Gewichtes (G), der Kopfrumpflänge (KR), der Schwanzlänge (S), der Hinterfußlänge (HF) und der Ohrlänge (O) ausgewachsener Tiere erreicht sind; (1) nach Khoprasert 1983 (2) nach Somsook 1982 (3) nach Stempel 1983 (4) nach Huang 1980 (5) vorliegende Arbeit.

Art	Adult-gewicht	66,7%-Alter der G	KR	S	HF	O
Mus caroli (1)	19	53	23	21	10	16
Mus cervicolor (1)	22	53	22	17	8	10
Rattus exulans (2)	54	84	28	28	13	18
Rattus tiomanicus (2)	132	100	34	33	16	21
Bandicota bengalensis (3)	350	115	50	56	21	26
Bandicota indica (4) aus China	750	180	70		80	
Bandicota indica (5) aus Thailand	1050	100	52	52	30	26

Tabelle 12: Beginn, Ende und Dauer (in Tagen) des ersten Haarwechsels bei *Bandicota indica* (*B.i.*, vorliegende Arbeit), *Bandicota bengalensis* (*B.b.*, Stempel 1983), *Rattus norvegicus* (*R.n.*, Becker 1952), *Rattus tiomanicus* (*R.t.*, Somsook 1982), *Mus caroli* (*M.c.*, Khoprasert 1983).

	B.i.	*B.b.*	*R.n.*	*R.t.*	*M.c.*
Beginn	42	25	42	31	35
Ende	84	45	80	64	59
Dauer	42	20	38	33	24

Der erste Haarwechsel scheint nach den bisher vorliegenden Ergebnissen bei den Murinae ähnlich zu verlaufen (Tab. 12). Die Topographie stimmt überein. Die Dauer nimmt mit zunehmender Größe zu, Anfang und Ende werden hinausgeschoben. Die Körpertemperaturen neugeborener *B. indica* liegen zunächst 5 ° C tiefer als die Temperaturen erwachsener Tiere. Mit 14 Tagen sind die Jungen erstmals in der Lage, ihre Körpertemperatur gegen tiefere Umgebungstem-

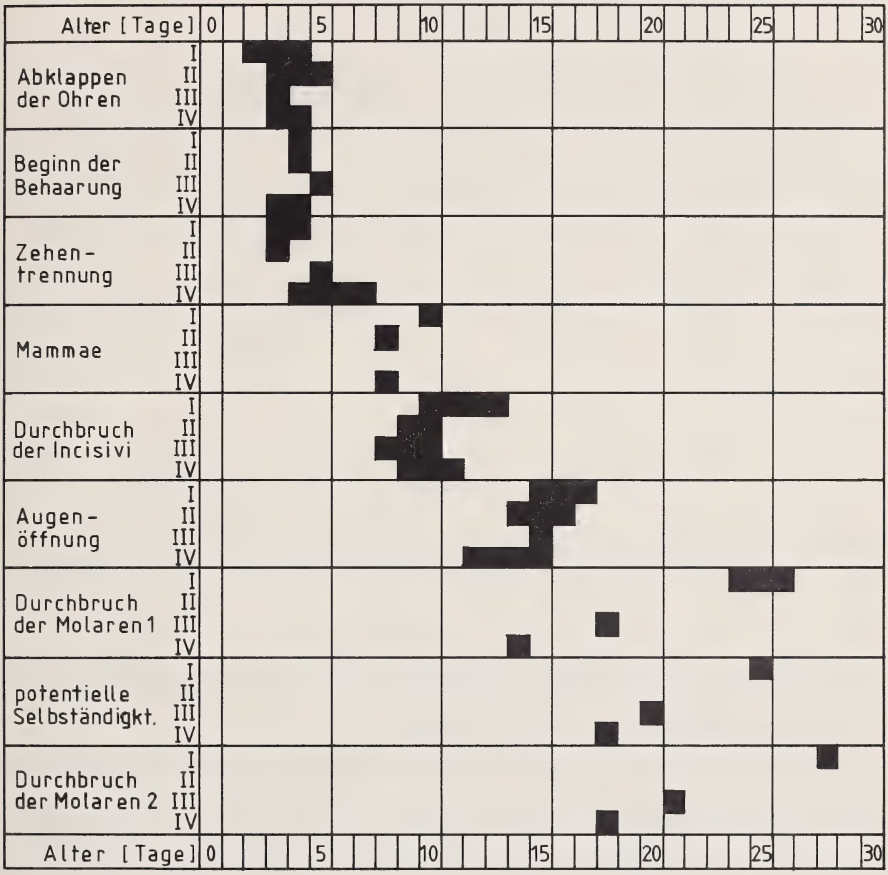


Abb. 18: Merkmale körperlicher Entwicklung bei *Bandicota indica* (I, vorliegende Arbeit), *Bandicota bengalensis* (II, Stempel 1983), *Rattus norvegicus* (III, Becker 1978, Dieterlen 1963), *Mus caroli* (IV, Khoprasert 1983).

peraturen zu regulieren. Der Berglemming (*Lemmus lemmus*) erlangt im Alter von 11—13 Tagen die Fähigkeit zur Temperaturregelung (Tast 1982). Dieser Zeitpunkt wurde als Adaptation an tiefe Außentemperaturen interpretiert. Als Bewohner der Tropen und Subtropen scheint *B. indica* sehr frühzeitig homoiotherm zu werden. Nach Waldschmitt (mdl.) ist *Gerbillus perpallidus*, ein Wüstenbewohner, frühestens mit 17, im Schnitt mit 21 Tagen zur Temperaturregulation befähigt. Waldschmitt wies nach, daß *Gerbillus* vom ersten Lebenstag an auf sinkende Umgebungstemperaturen mit erhöhtem Sauerstoffverbrauch, d. h. mit Wärmeproduktion reagiert. Da aber eine wirkungsvolle Isolierung der Körperoberfläche noch fehlt, sind die Jungtiere seiner Meinung nach nicht in der

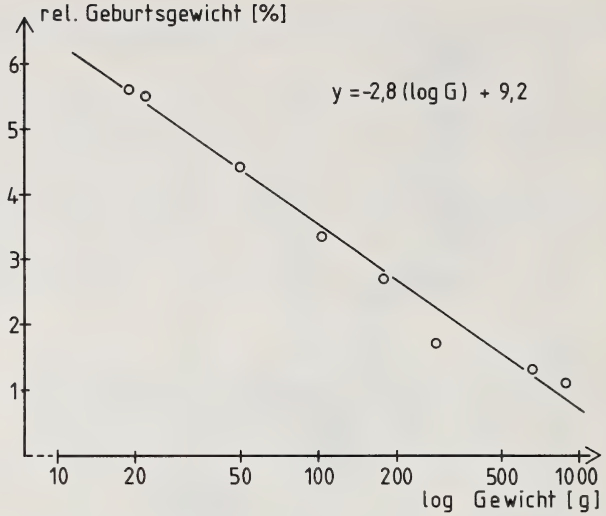


Abb. 19: Relatives Geburtsgewicht in % aufgetragen gegen das Gewicht (logarithmischer Maßstab) der Murinae in Tabelle 10.

Lage, durch zusätzlich produzierte Wärme die Wärmeverluste des Körpers auszugleichen. Waldschmitt schlug deshalb vor, Jungtiere nicht poikilotherm, sondern unvollständig homoiotherm zu nennen.

Einen Tag nachdem ihr Fell den ganzen Körper bedeckt, ist *B. indica* „vollständig" homoiotherm. Eine Korrelation der Fellentwicklung mit der Temperaturregulation ist sicher gegeben. Die Frage, ob sie alleine das steile Abfallen des Abkühlungskoeffizienten verursacht, kann zur Zeit nicht beantwortet werden.

Zusammenfassung

Untersucht wurden Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratte *Bandicota indica* in Gefangenschaft. — ♂ und ♀ werden ungefähr gleichzeitig geschlechtsreif, frühestens mit 110 Tagen, im Durchschnitt mit 5 Monaten. — Die Tragzeit dauert 20 bis 21 Tage. Die Wurfgröße beträgt im Mittel 6,8 (2—13). Sie ist mit der Wurfzahl und dem Alter des ♀ korreliert. — Ein Postpartum-Östrus konnte nicht nachgewiesen werden. Der Abstand zwischen zwei Würfen betrug mindestes 40 Tage. — Der Geburtszustand einschließlich dem des Skeletts ist ähnlich dem aller nesthockenden Murinae. — Die Entwicklung der Körpermaße erreicht in der zweiten Dekade ihr Maximum und flacht dann ab. Die Gewichtsentwicklung ist zwischen 60 und 70 Tagen am größten. — Die Fellentwicklung beginnt mit 4 Tagen und ist mit 30 Tagen abgeschlossen. Zwischen 40 und 80 Tagen findet der erste Haarwechsel statt. — Die Körpertemperatur der Neugeborenen liegt 5 ° C unter der Körpertemperatur adulter Tiere. Die Fähigkeit zur Thermoregulation wird im Alter von 14 Tagen erworben.

Summary

Reproduction and postnatal development was studied in captive Great bandicoot rats *Bandicota indica.* — Male and female rats get their sexual maturity approximately at the same time, earliest at 110 days, averagely at 5 months. — Gestation time lasts 20 to 21 days. Littersize amounts on an average to 6,8 (2—13), depending on age of the female and it's number of litters. — Postpartum-estrous could not be found. Time between two litters took at least 40 days. — Condition of birth including condition of skeleton is similar to that of all altrical Murinae. — Development of body measures reaches maximum in the second decade. Greatest increase of weigth is noted between 60 and 70 days. — Development of pelage starts at the age of 4 days and ends with about 30 days. First moult takes place between 40 and 80 days. — Body temperature of newborn rats is about 5 ° C lower than that of adult rats. Young rats get the ability of thermoregulation when 14 days old.

Literatur

Arjunwadkar, A.V. & M. Gadgil (1974): Burrowing habits of the greater bandicoot rat (*Bandicota indica*). — J. Bombay Nat. Hist. Soc. 71: 138—140.

Becker, K. (1952): Haarwechselstudien an Wanderratten (*Rattus norvegicus*). — Biol. Zlb. 71: 626—640.

— (1978): *Rattus norvegicus* — Wanderratte, in Niethammer, J. & F. Krapp (Herausgeber): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Nagetiere I. — Wiesbaden.

Bentley, E.W. & E.J. Taylor (1965): Growth of laboratory-reared ship rats (*Rattus rattus* L.). — Ann. appl. Biol. 55: 193—205.

Dieterlen, F. (1963): Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese der Stachelmaus und Wanderratte, Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchteproblem bei Nagetieren. — Z. Säugetierk. 28: 193—227.

Gemmeke, H. & J. Niethammer (1984): Zur Taxonomie der Gattung *Rattus* (Rodentia, Murinae). — Z. Säugetierk. 49: 104—116.

Honacki, J.H., K.E. Kinman & J.W. Koeppl (1982): Mammal species of the world. — ASC, Kansas.

Huang, T. (1980): Growth and development of the bandicoot rat, *Bandicota indica.* — Acta Zool. Sin. 26: 386—392.

Johnson, M.L. (1933): The time and order of the appearance of ossification centers in albino mouse. — Amer. J. Anat. 52: 241—271.

Khoprasert, Y. (1983): Fortpflanzung und Jugendentwicklung thailändischer Mäuse der Gattung *Mus* (*Mus cervicolor*, Hodgson und *Mus caroli*, Bonhote). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Misonne , X. (1969): African and Indo-Australian Muridae evolutionary trends. — Mus. Roy. Afrique Centrale, Tervuren, Belgique Ann.-Ser. In-8 ° — Sci. Zool. 172.

Niethammer, J. (1977): Versuch der Rekonstruktion der phylogenetischen Beziehungen zwischen einigen zentralasiatischen Muriden. — Bonn. zool. Beitr. 28: 236—248.

— (1979): Säugetiere, Biologie und Ökologie. — Stuttgart.

— & F. Krapp (1978, 1982): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1 und 2/I, Nagetiere I und II. — Wiesbaden.

Reichstein, H. (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und Reproduktionspotential der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas 1779). — Z. Wiss. Zool. 170: 112—222.

— (1978): *Mus musculus* — Hausmaus, in Niethammer, J. & F. Krapp (Herausgeber): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1, Nagetiere I. — Wiesbaden.

Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. 5. Aufl. — Berlin, Heidelberg, New York.

Sagar, P. & O.S. Bindra (1978): Reproductive patterns of captive lesser bandicoot rat, *Bandicota bengalensis*, in Punjab (India). — Ohio J. Sci. 78: 44—50.

Schröter, B. (1981): Die postnatale Skelettentwicklung bei nesthockenden und nestflüchtenden Mäusen (Muridae) am Beispiel der Wanderratte (*Rattus norvegicus*) und der Stachelmaus (*Acomys dimidiatus*). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Simpson, G.G., A. Roe & R.C. Lewontin (1960): Quantitative Zoology. — New York.

Somsook, S. (1982): Fortpflanzung'und Jugendentwicklung der Ratten *Rattus exulans* (Peale) und *Rattus tiomanicus* (Miller). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Stapes, R.E. & V.L. Schnell (1964): Refinements in rapid clearing technic in the KOH-alizarin-red-S method for fetal bone. — Stain Techn. 39: 61—63.

Stempel, N. (1983): Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Pestratten *Bandicota indica* (Bechstein) und *Bandicota bengalensis* (Gray). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Sudto, P. (1978): Preliminary study on pregnancy period of rats and mice in the field. — Know how 7: 5—6.

Tast, J. (1982): *Lemmus lemmus* — Berglemming, in: Niethammer, J. & F. Krapp (Herausgeber): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/I, Nagetiere II. — Wiesbaden.

Tien, P.D. van & H.T. Cu (1965): Données écologique sur le bandicote forestier (*Bandicota indica nemorivaga*). — Z. Säugetierk. 30: 185—188.

Walton, D.W., J.E. Brooks, M.M. Tun & H. Naing (1978): Observations on reproductive activity among female *Bandicota bengalensis* in Rangoon. — Acta Theriol. 23: 489—501.

Norbert Stempel, Zoologisches und vergleichend-anatomisches Institut, Poppelsdorfer Schloß,
D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 37—50	Bonn, Mai 1985

Breeding ecology of the avocet (*Recurvirostra avosetta* L.) in the Evros delta (Greece)

by

Vassilis Goutner

Introduction

Although the avocet is an important wader of European wetlands, it has been studied mainly in western Europe.

The avocet is a well known breeding bird in Greece (Bauer et al. 1969, Bauer & Müller 1969).

The present study was carried out during the breeding seasons of 1979—1983, to contribute to the knowledge of the ecology of this bird, providing data from an interesting Mediterranean region.

Study area

For avocets, only the seaward lower part of the delta was of importance (Fig. 1). The greatest activity was observed at the fishpond areas Drana and Palukuia and on the surrounding mudflats. In the interior of Drana there are islets covered by halophytic vegetation.

The brackish waters of the mudflats evaporate in summer months. Some of the mudflats (3 and 4 in Fig. 1), were flooded every year, whereas in others water was present only on some occasions (in 1980), depending on the management regime (5 and 6 in Fig. 1).

All of these areas in the delta, except islet 1 in Drana and the coastal islets, are heavily grazed by cows and sheep.

Materials and methods

The population changes were evaluted by bird counts made weekly, or even more frequently, by use of a 20—60 x 80 telescope and 10 x 50 binoculars. Visits to colonies were made at intervals of 1—4 days. Each nest was individually marked by a small numbered indicator. At each visit the numbers of eggs and/or chicks were recorded, also the losses and, where possible, the reasons. The chicks were ringed with plastic coloured rings.

After preliminary observations, which indicated destructive predation of the eggs by the corvids *Corvus corone cornix* (L.) and *Pica pica* (L.), a programme of experimental extermination of their eggs and young ones was applied, partly for 1980 and intensively for 1981: the eggs and nestlings of these birds, found in the study area, were destroyed until the adults left.

Observations were made on feeding birds at the feeding grounds in combination with sampling at the same sites for the study of available food.

This combination usually gives a good description of the wader diets (Goss-Custard 1973). Quantitative food sampling was carried out monthly from April to July 1980, at an important feeding area (7 in Fig. 1). For this purpose, an appropriate landing net was used. The frame base inserted in the substrate was 27 cm long (similar to the width of the avocet bill scooping at feeding, Hamilton 1975). Five samples were taken, scraping the bottom to a depth of 2 cm, along five non-intersecting runs, each of 10 m in length, in area 30 x 30 m and in water of depth 10—20 cm. The material was sieved and the organisms preserved in 10 % formalin for identification.

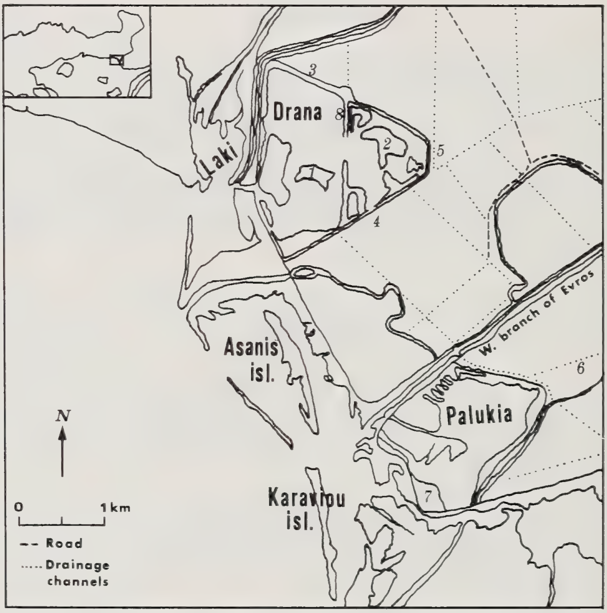


Figure 1. Map of the seaward part of the Evros delta. The numbers are references to the text.

Results

1. Population and movements

The avocet population changes, for the breeding seasons of 1980 and 1981, are shown in Fig. 2. This population arrived from elsewhere earlier in the season and was not constituted of birds remaining to winter after breeding.

Some birds departed after mid-March; most of the remainder gathered on islets 1 and 2 in Drana (Fig. 1). Although breeding activity started in about mid-

April, population changes due to arrival and/or departure were continuous, especially during 1981. In May, a large part of the breeding population left because of nest destruction due to herd trampling and flooding. Arrival of birds occurred after the beginning of June in 1980, whereas in 1981 — except for relatively slight changes — the population decreased. The picture appearing after mid-June during 1981 was representative for all years except 1980: the avocets left gradually, together with their young ones, so that no birds were encountered after the end of July. The exception which appeared in 1980 was related to the management of the delta and especially to the presence of water in some areas (5 and 6 in Fig. 1). These areas constituted breeding sites and also gathering sites of a population of avocets coming from elsewhere for moulting. This arrival happened within the limits of an "invasion" of waders at the same sites (Goutner 1983).

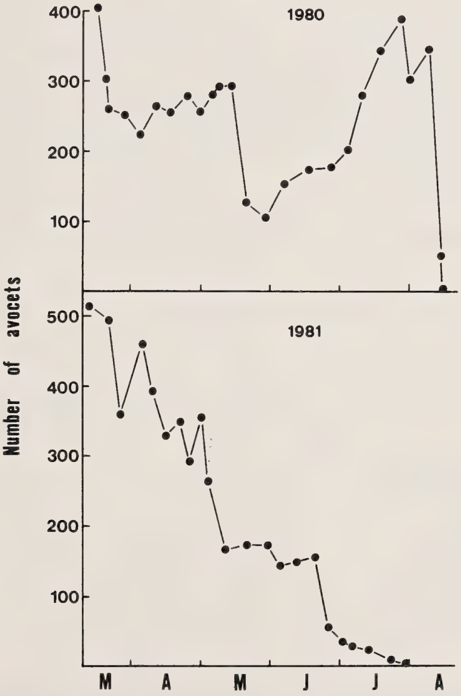


Figure 2. Avocet population changes in the breeding season.

2. Nest site selection

2.1. Nesting sites

The breeding sites consisted of level areas on the most isolated islets in Drana (1 and 2 in Fig. 1) and of dykes around Drana and Palukia (5 and 6 in Fig.

1) isolated by water 0.5—1 m in depth. The dykes were occasionally used only in 1980 (under the special management conditions mentioned), as was the case also for a very small islet in Drana (8 in Fig. 1).

2.2. Nest construction and colonies

By comparing the availability of plant material at the breeding grounds (Babalonas 1979, 1980), with the materials found in the avocet nests (Table 1), it was clear that the birds used material readily available in their environment. Out of a total of 530 nests found, 91.1 % were made among plants belonging to the broad class Puccinellio-Salicornietea. The rest (8.9 %) were made mainly on the dykes. Note that *Ruppia maritima* (L.), *Ulva lactuca* (L.) and the shells of bivalve *Cerastoderma glaucum* (L.), were brought to the nesting sites by wave action.

Two different types of nest site selection were observed on the islets of Drana after extensive losses due to high water levels: in one case the birds extended their colony to the interior of the islet far from the waterside. In another, the pairs did not construct another colony anywhere but bred at scattered sites, making well-camouflaged nests ($>$ 50 % covering).

The colonies included from 6 to 72 pairs (Table 2). From 1979 to 1981, the larger colonies ($t = 8.3$, $p < 0.001$) and the higher number of pairs ($t = 5{,}19$, $p < 0.01$) were observed at islet 2 (Fig. 1). Significant change with preference

Table 1: Materials found at the avocet nests.

	Areas				
Materials	Islet1	Islet 2	Site 5	Site 6	Site 8
Plant					
Halocnemum strobilaceum	+	+	+	—	—
Salicornia europaea	+	—	+	+	—
Limonium gmelinii	—	+	—	—	—
Artemisia monogyna	—	+	—	—	—
Aeluropus litoralis	—	+	—	+	—
Puccinellia festuciformis	—	+	+	—	—
Halimione portulacoides	+	—	—	—	—
Bromus spp.	—	+	—	—	—
Salsola kali	—	—	+	—	—
Pholiurus incurvatus	—	—	—	+	—
Bolboschoenus maritimus	—	—	—	+	—
Tamarix smyrnensis	—	—	+	—	—
Ruppia maritima	+	—	—	—	+
Ulva lactuca	+	+	—	—	—
Animal					
Cerastoderma glaucum	+	—	+	—	—

+ Included in the nest spreading
— Not included in the nest spreading

to islet 1 was observed after 1981. This change was possibly the result of the increasing interference (grazing) at the islet 2.

2.3. Interspecific competition

Significant changes were observed in the extent of the avocet colonies at islet 1 through the years (Fig. 3). This was due to gulls and terns which bred on this islet (Table 3). The largest part of the 1981 colony area of the avocets was, in the next two years, occupied by gull and tern colonies (C and D in Fig. 3). This condition appeared to be intensified, not only by the desertion of islet 2 by the avocets, but also by the alteration of the breeding biotope of some Laridae on the coastal islands (Goutner in press), forcing them to search for new breeding sites. The reduction of the available breeding space for the avocets is supported by the differences in the mean nearest neighbour distances measured at the colonies (Table 4). These distances did not differ significantly before 1982 ($t = 0.73$, $p > 0.1$) but they did between 1981 and 1982 ($t = 2.37$, $p < 0.02$). The lack of breeding space pushed the avocets to construct loose colonies on islet 1, separate from the main one (b and c in Fig. 3C, b in Fig. 3D). The area "a" appeared to be more favourable than "b" and "c" (Fig. 3), because during

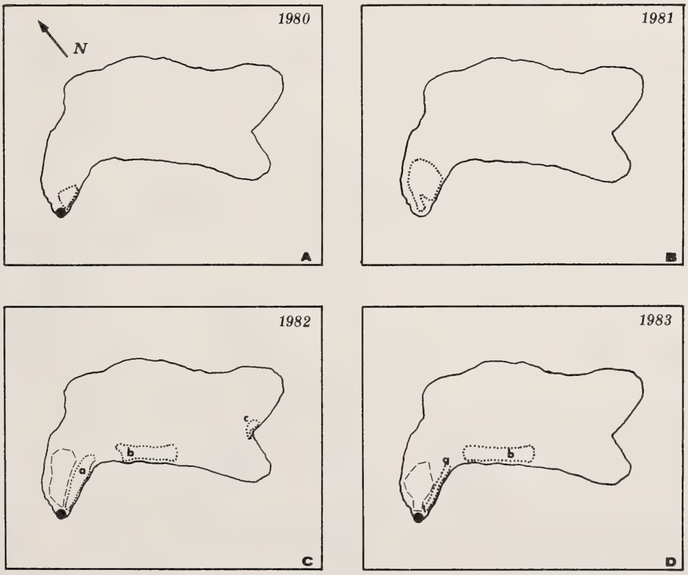


Figure 3. Position of the avocet colonies in relation to those of other Charadriiformes at islet 1 in Drana. Stippled line: limits of avocet colonies. Black dots: *Sterna hirundo* and *S. albifrons* colonies. Broken line: other Lari colonies. a: main avocet colonies. b and c: other avocet colonies.

Table 2: Colony and pair distribution of avocets.

	Islet 1					Islet 2					Dykes Site 5	Dykes Site 6	Dykes Site 8
	1979	1980	1981	1982*	1983**	1979	1980	1981	1982	1983	1980	1980	1980
No of pairs at the colonies	20	18	28	72,10,6	40,18	62	56	69	—	—	17	19	9
No of pairs in the whole breeding season	21	18	28	88	58	93	64	105	8	—	17	21	9

* Three colonies were constructed
** Two colonies were constructed

Table 7: Causes of mortality.

Stage 1: Eggs	Predated	Laid out of nests	Nest flooded	Disappeared	Unfertilized	Trampled by herds	Nest deserted	% Total	Eggs total
1980	28.2	2.7	11.5	7.6	0.9	26.0	4.4	81.3	366
1981	18.9	1.2	30.3	7.1	1.1	17.1	4.5	80.2	517

Stage 2: Chicks	Predated	Killed by herd trampling	Disappeared	Found dead	Deformities	% Total	Chicks total
1980	3.6	26.2	26.2	1.2	1.2	58.4	49
1981	13.4	8.7	31.5	3.1	—	56.7	72

Figures are percentages expressed as proportion of individuals alive at the beginning of each stage incubation the birds were better protected there, from the prevailing NE winds (Babalonas 1979), thanks to tall plant associations of *Halimione portulacoides* (Aellen) and *Artemisia monogyna* (Wald & Kit), covering the N and NE sites of this islet.

On the dykes, although the mean nest distances did not differ significantly between the areas ($t = 1.00$, $p > 0.3$), the spectrum of the values appeared significantly broader at site 6 ($F = 5.16$, $p < 0.001$) (table 4), due rather to differences in the nest placement arising from different constructions of the dykes.

3. Egg laying and incubation

The earliest eggs were laid on 13 April 1980 and the latest ones on 8 July of the same year. In all the other years egg laying took place from mid-April to mid-June. The breeding peak appeared at the beginning of May (Fig. 4). The egg laying patterns differed significantly between 1980 and 1981. This was due to differences in the timing of losses (due to herds and flooding) and to the continuation of laying after mid-June in 1980 at the incidental breeding sites.

The mean clutch size (Table 5) increased non-significantly from year to year ($p > 0.1$ in all cases), However, there was a negative correlation between clutch size and number of breeding pairs ($r = -0.919$, $p < 0.05$, line equation: $y = -0.106x + 0.779$).

The avocets usually incubated for 23—24 days (observations on 67 nests). On islet 1 a few pairs incubated for longer or shorter times (Table 6).

Table 3: Number of Lari pairs present on islet 1, at start of avocet breeding.

	1980	1981	1982	1983
Larus melanocephalus	—	—	150*	250
Gelochelidon nilotica	—	—	60*	30
Sterna sadvicensis	—	—	—	2
Sterna hirundo	15	—	25	26
Sterna albifrons	5	—	20	5

* Present later in the season (see Goutner in press).

Table 4: Mean nearest neighbour distances (m) of the avocet nests in the colonies.

Areas	Mean	S.D.	Measurements
Islet 2 (1980)	6.05	3.58	50
Islet 1 (1981)	5.35	2.50	17
Islet 1 (1982)	4.08	1.66	54
Site 5 (1980)	10.05	5.00	16
Site 6 (1980)	13.28	11.33	15

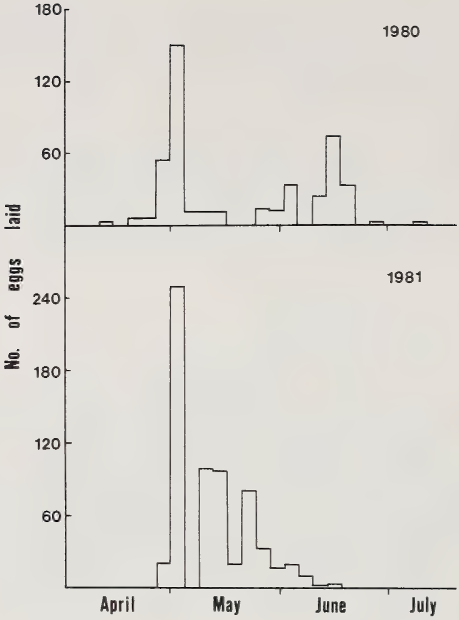


Figure 4. Timing of egg laying in the avocet.

Table 5: Mean clutch sizes.

Year	Mean clutch size ± S.D.	no of completed clutches
1980	3.64 ± 0.68	97
1981	3.76 ± 0.64	95
1982	3.85 ± 0.43	72
1983	3.94 ± 0.30	52

Table 6: Incubation period (days) of avocet eggs in 17 nests on islet 1 (1981).

No of nests	1	6	3	2	2	2
Incubation period	22	23	24	25	26	27

4. Hatching and fledging

The hatching patterns for 1980 and 1981 are shown in Fig. 5. The causes of the egg and chick mortality are indicated in Table 7. The main egg predators were the corvids already mentioned. The gulls of the region took eggs mostly from unattended nests. The main chick predators were foxes (*Vulpes vulpes* L.) and, in some cases, marsh-harriers (*Circus aeruginosus* L.). The proportions of egg and chick mortality were similar in each year (Table 7). However, the causes of loss at the egg stage differed. There was also marked difference in the egg predation and this was mainly due to the extensive application of the corvid extermination programme in 1981.

After hatching, the chicks were usually guided by the parents to the feeding grounds which were mainly mudflats around the breeding areas. The avocet chicks fledged 26—28 days after hatching (Table 8).

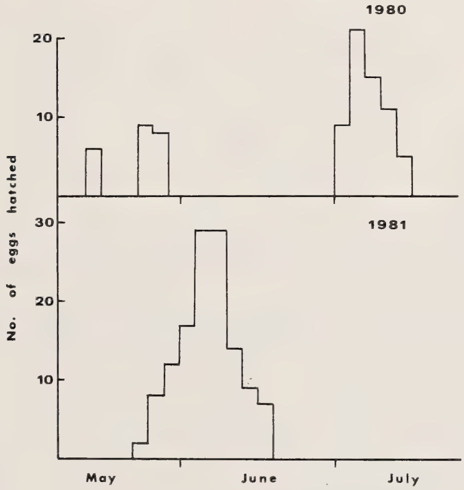


Figure 5. Timing of hatching in the avocet.

Table 8: Fledging period of avocets (days).

	26	27	28	Unknown*
1980	17 (48.6)	2 (5.7)	4 (11.4)	12 (34.3)
1981	20 (34.6	6 (10.9)	8 (14.5)	21 (38.2)

* The chicks in this category were not ringed
Parenthesized figures are percentages on fledged chicks

5. Factors affecting breeding success

5.1 Food

The most important food organisms of avocets are indicated in Table 9. The biomass of the most important food (*Gammarus aequicauda* Martynov) increased steadily from April to July at the mudflats, favouring the chicks which hatched during this period (Fig. 6).

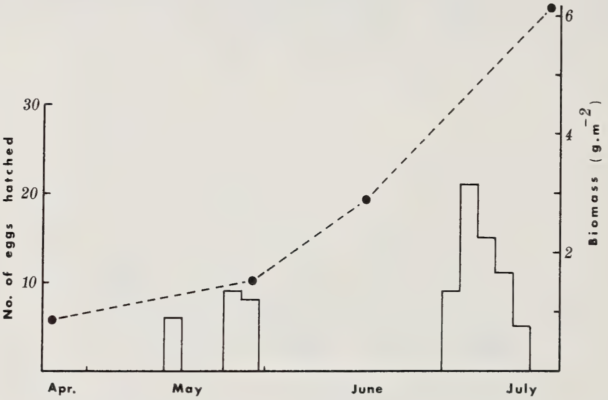


Figure 6. Relation of the timing of hatching in the avocet to the changes of the biomass of the amphipods *Gammarus aequicauda* (wet formalin weight) (1980).

Table 9: Food organisms of avocets.

Annelida
Nereis diversicolor
Crustacea
Gammarus orientale
Gammarus aequicauda
Other amphipods
Insecta
Coleoptera (Hydrophylidae)
Diptera (Tabanidae, Ephydridae)
Heteroptera (Gerridae, Corixidae)

5.2. Nest site attendance

To obtain a more objective picture of the nest site attendance, we measured the time spent by the parents on the eggs during incubation, because for that part of the time the eggs were under full protection. Observations were made throughout the day on 7 nests at two of the nesting areas (6 and 8 in Fig. 1) in 1980, after the completion of egg laying (Table 10). The significant difference in the attendance between these sites ($chi^2 = 60.13$, $p < 0.001$) was possibly due to a higher density of enemies at area 8, making the avocets uneasy and causing them to leave the eggs more frequently in pursuit.

An important peculiarity was observed in the way of nest site attendance at islet 1 (this was confirmed up to 1981 but not for the subsequent years): many avocets left to fed on the mudflats, leaving their nests unattended for hours. This may have led to the longer incubation period at some of the nests (Table 6). The behaviour of the birds was possibly due to the fact that the eggs were well camouflaged by the vegetation which is not grazed on this island.

The breeding success was similar for 1980 and 1981 and seems to be very low (Table 11).

Table 10: Nest site attendance of avocets, expressed as minutes of incubation.

	Area	
Bird minutes	Site 6	Site 8
On the eggs	1 664 (93.2)	1 780 (85.3)
Off the eggs	122 (6.8)	306 (14.7)
Total	1 786	2 086

Parenthesized figures are percentages.

Table 11: Breeding success of avocets.

	1980	1981
Eggs laid	450	644
Eggs hatched	84	127
Chicks fledged	35	55
Hatching success	0.18	0.20
Chicks fledged per egg laid	0.08	0.08
Chicks fledged per egg hatched	0.42	0.43

Discussion

The change of the nesting pattern observed after nest flooding possibly indicates that the avocets "learn" after disasters how to avoid new ones of a similar kind. In our case, this was expressed in the exhibition of a behaviournal change, according to which the impulse for new, safer breeding was stronger than that for colony construction. Learning by the avocets is also supported by the change in the preference for nesting sites (islets) through years. This possibly indicates that at least a part of the population arriving is the same each year. Returning of avocets to breeding sites for many successive years is known from ringing studies (Cadbury & Olney 1978).

In the avocet breeding areas (islet 1), there also nested about 100 pairs of *Glareola pratincola* (L.), most of which started laying after most of the avocet hatchings were completed, that is in the first fortnight of June. These birds laid significantly earlier at the coastal islets of the delta (Goutner 1983). This behaviour possibly indicates a way of surpassing competition for breeding space between species with similar ecological preferences.

There are cases of human interference on bird predator populations for the protection of breeding avocets and other birds (Olney 1967, Duncan 1978). Similar interfence to the corvids in our area resulted, as explained, in reduction of egg predation but not in a simultaneous increase of breeding success, as many other reasons of failure existed.

The fledging period in our area was much shorter than those observed elsewhere (Derscheid 1939, Brown 1949, Walters 1972, Witherby et al. in Walters 1972). According to Walters (1972), there may be significant differences in the fledging period of a species under natural conditions. In our area the weather conditions were excellent (at least until 1981) during chick development. Also, the food was available in great amounts at this stage and it is probable that these two factors resulted in very early fledging.

Despite the protection of their eggs during incubation, the avocets suffered high egg losses by corvid predation. Our observations revealed that many of these losses happened because of the techniques applied by these predators for stealing the eggs, rather than through the lack of nest site protection by the avocets.

Acknowledgements

I am indebted to Prof. M. E. Kattoulas for supervision, to Dr. A. Koukouras, Dr. D. Babalonas, N. Gouvis, H. Hindiroglou. S. Galinou (Sect. Biology, Univ. Thessaloniki), Dr. J. Jezek and Dr. J. Dlabola (Museum of Natural History in Prague) for collaboration. Special thanks to Christos and Sotiris Goutner and D. Goutsouras for aid on the field visits.

Summary

The avocet population arriving in the delta exhibited characteristic changes through the breeding season due to migration movements and to departure following nest destruction. The presence of a population after mid-June was highly dependent on the presence of water at the breeding grounds.

The avocets bred in colonies constructed on isolated islets and dykes. The nests were usually made among low halophytic vegetation. Nest construction away from the waterside was observed after destructions by floods. Changes to preference for the islets for nesting was observed through years. Also, interspecific competition for breeding space was observed between the avocets and other Charadriiformes at one of the islets.

Egg laying mainly took place between mid-April and the end of June, the breeding peak appearing at the beginnig of May. There was a negative correlation between clutch size and number of breeding pairs across years. Most pairs incubated for 23—24 days but some did so for 25—27 days.

The main causes of egg mortality were corvid predation, herd trampling and nest flooding; of chick mortality were herd trampling and predation. Hatching took place from mid-May to mid-July and the chicks fledged in 26—28 days after hatching.

The avocets fed on annelid worms, insects and especially on crustaceans, whose steady biomass increase in the season favoured chick development.

The amount of time spent by the parents on nest site attendance was higher than 85 % of the total observation time.

The breeding success was very low (0.08 chicks fledged per egg laid).

Zusammenfassung

Die im Delta eintreffende Säbelschnäbler-Population unterlag während der Brutzeit charakteristischen Veränderungen als Folge von Migrationsbewegungen und Abwanderungen nach Nestverlust. Die Anwesenheit einer Population nach Mitte Juni hing stark davon ab, ob Wasser im Brutgebiet vorhanden war.

Die Säbelschnäbler brüteten in Kolonien, die auf isolierten Inseln oder Deichen lagen. Die Nester wurden gewöhnlich in niedriger Halophyten-Vegetation angelegt. Nestbau in größerer Entfernung vom Wasser wurde beobachtet, nachdem die Nester durch Fluten zerstört worden waren. Veränderungen in der Bevorzugung von Inseln als Nestplatz wurden über mehrere Jahre beobachtet. Auf einer Insel wurde interspezifische Konkurrenz um den Brutplatz zwischen Säbelschnäblern und anderen Charadriiformes registriert.

Die Eiablage erfolgte in der Regel von Mitte April bis Ende Juni, der Brutgipfel lag Anfang Mai. Es bestand eine negative Korellation zwischen Gelegegröße und der Anzahl Brutpaare. Die meisten Paare brüteten 23—24, einige auch 25—27 Tage.

Hauptursachen für Eierverluste waren Krähenfraß, Zertrampelung durch Vieh und Überflutung der Nester; für Kükensterblichkeit waren es Zertrampelung durch Vieh und Krähenfraß. Küken schlüpften zwischen Mitte Mai und Mitte Juli und waren 26—28 Tage nach dem Schlupf flügge.

Die Säbelschnäbler ernährten sich von Anneliden, Insekten und besonders von Krebsen, deren mit der Jahreszeit zunehmende Biomasse die Kükenentwicklung begünstigte.

Die Eltern waren mehr als 85 % der gesamten Beobachtungszeit am Nestplatz anwesend.

Der Bruterfolg war sehr niedrig (0.08 flügge Küken auf ein gelegtes Ei).

References

Babalonas, D. (1979): Pflanzensoziologisches Studium der Vegetation des Ewros delta (Aenision delta). — Thesis, Univ. Thessaloniki (Griech.).

— (1980): Vegetationseinheiten und Vegetationskartierung in dem Mündungsgebiet des Flusses Ewros. — Feddes Repertorium 91 (9—10): 615—627.

Bauer, W., O. v. Helversen, M. Hodge & J. Martens (1969): Catalogus Faunae Graeciae. Pars II, Aves. — Kanellis, Thessaloniki.

Bauer, W. & G. Müller (1969): Zur Avifauna des Ewros delta. — Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl. 28: 33—51.

Brown, P.E. (1949): The breeding of avocets in England, 1948. — Brit. Birds 42 (1): 2—12.

Cadbury, C.J. & P.J.S. Olney (1978): Avocet population dynamics in England. — Brit. Birds 71: 102—121.

Derscheid, J.M. (1939): Incubation period of the avocet and notes on the nestling. — Brit. Birds 33: 114.
Duncan, N. (1978): The effects of culling herring gulls (*Larus argentatus*) on recruitment and population dynamics. — J. Appl. Ecol. 15: 697—713.
Goss-Custard, J.D. (1973): Current problems in studying the feeding ecology of estuarine birds. — Coastal Ecol. Res. Pap. 4: 1—33.
Goutner, V. (1983): The distribution of the waders (Charadrii) in the Evros delta (Greece) during the breeding season. — Sci. Annals, Fac. Phys. & Math., Univ. Thessaloniki (in press).
— (in press): The ecology of the first breeding of the Mediterranean gull (*Larus melanocephalus* Temminck 1820) in the Evros delta (Greece). — Ökologie der Vögel.
Hamilton, R.B. (1975): Comparative behavior of the American avocet and the Black-necked stilt (Recurvirostridae). — Orn. Monogr. 17 (6): 1—98.
Olney, P.J.S. (1967): Avocets—their prey and predators. — Ibis 109: 474.
Walters, J. (1972): The fledging period of the avocet. — Bird Study 19 (4): 251—252.

Vassilis Goutner, Department of Zoology, University of Thessaloniki, Thessaloniki, 54006 Greece.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 51—64	Bonn, Mai 1985

Zur Dynamik der Eiablage des Mikadofasans (*Syrmaticus mikado*) in Gefangenschaft

von

Rüştü Şahin

Einleitung

Über Vertreter der Gattung *Syrmaticus*, die sogenannten Langschwanzfasanen, deren fünf Arten Gebirgswälder von Nordchina, Burma, Thailand bis hin nach Japan bewohnen, liegen bisher noch keine eingehenden Verhaltensuntersuchungen vor. Die vorhandenen Arbeiten, Nachschlagewerke eingeschlossen, weisen noch viele Lücken auf oder behandeln nur bestimmte Teile der Verhaltensweisen einer oder mehrerer Arten (Beebe 1918—22, Delacour 1965, Wissel et al. 1966, Steinbacher 1941, Schenkel 1958, Kruijt 1963, Harrison 1970, Şahin 1984).

Syrmaticus mikado, der wildlebend nur auf der Insel Taiwan (Formosa) in den zentralen Gebirgszügen zwischen 1800 und 3700 m vorkommt (Goodfellow 1912, zit. nach Beebe 1918—22, Wayre 1967 u. 1969 a, Poltock 1972), ist im IUCN Red Data Book "Aves" (Vincent 1966) als eine in ihrem Bestand gefährdete Tierart aufgeführt. Die hier untersuchten Fasanen stammen von Importtieren, die eingeführt wurden, noch ehe die Art als gefährdet in die Rote Liste einging. Ich hoffe, daß die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit u. a. auch dazu beitragen, die Zucht des Mikadofasans, der in Taiwan jetzt unter Naturschutz steht (Wayre 1967), in Gefangenschaft zu erleichtern.

Obwohl bisher keine speziellen und umfassenden Untersuchungen zur Ethologie von *Syrmaticus mikado* vorliegen und daher der Schwerpunkt dieser Arbeit notwendigerweise mehr auf qualitativer Beschreibung liegt, wird dennoch versucht, ein allgemeines Schema der Eiablage darzustellen, das auch für die anderen bodenbrütenden Hühnervögel gelten könnte, jedoch durch Freilandbeobachtungen ergänzt werden muß.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. E. Thomas für die Beschaffung des Tiermaterials und für seine verständnisvolle Betreuung. Weiterhin gilt mein Dank dem Zoologischen Institut der Johannes-Gutenberg Universität in Mainz (50 °N, 8 °15'E), das durch großzügiges Angebot räumlicher und instrumenteller Möglichkeiten die Beobachtungen für die vorliegende Arbeit ermöglichte, und dem türkischen Kultusministerium, das durch ein Stipendium meine Arbeit finanziell unterstützte.

Material und Methode

Die Beobachtungen wurden an insgesamt 11 ♂ und 9 ♀ reinblütiger Mikadofasanen durchgeführt. Die Fasanen lebten paarweise in aneinandergrenzenden Volieren mit den Grundflächen 12,6 x 4,3 m, 14,5 x 7,6 m, 14,5 x 9,7 m und 24,8 x 12,7 m (alle ca. 2,7 m hoch). Einzelne Hähne wurden in versetzbaren Käfigen (5 x 2,4 x 1,5 m) gehalten. Mit feldornithologisch üblichen Methoden wurden insgesamt 3 Jahre lang Bewegungsabläufe und Verhaltensweisen schriftlich und fotografisch sowie auf Tonband und im Film festgehalten und nachträglich bearbeitet.

Beschreibung der Eiablage

Gelegegröße und Ablagezeit

Die hier untersuchten *Syrmaticus mikado*-Hennen legten ihre Eier zwischen Anfang April und Anfang Juni. In ihrem natürlichen Biotop soll die Eiablage von Ende Ferbruar bis in den Mai hinein erfolgen (Delacour 1965) und jede Henne 5—10 Eier zeitigen (Delacour 1965, Wissel et al. 1966, Wayre 1969 b). Beim Wegnehmen der abgelegten Eier sollen in Gefangenschaft einzelne Hennen drei Gelege mit insgesamt 36 Eiern erbracht haben (Delacour 1965). Die von mir untersuchten Weibchen legten pro Brutsaison 4—19 Eier ab, im Durchschnitt 11, wobei in einem Nest höchstens 10 Eier deponiert wurden. Die übrigen Eier wurden irgendwo auf den Boden gelegt. Wie schon von Delacour (1965) und Wissel et al. (1966) berichtet, legten auch die hier untersuchten Weibchen im Alter von einem Jahr.

Die meisten Eier wurden mit eintägiger (d. h. 48stündiger) Pause abgelegt (53,6 %). Zweitägige Pausen sind aber nicht selten (31,6 %). Nur wenige Eier wurden mit drei- (6,7 %) und mehrtägigen (5 %) Unterbrechungen abgelegt. Hintereinanderlegen (täglich) erfolgte dagegen nur bei 3,1 % der Eier. Es konnten keine Regelmäßigkeiten festgestellt werden derart, daß z. B. eine Henne mit nur eintägiger Pause legte, während eine andere mit zwei- oder dreitägigen Pausen ihre Eier zeitigte. Die Eiablage erfolgte fast ausschließlich nachmittags, vor allem am späten Nachmittag. So wurden 58 % der Eier zwischen 17.00 und 19.00 Uhr abgelegt.

Größe und Gewicht der Eier

Die durchschnittliche Eigröße für *Syrmaticus mikado* wird von Beebe (1918—22) mit 50 x 38 mm und von Delacour (1965) sowie Wissel et al. (1966) mit 55 x 39 mm angegeben. Ich konnte eine Größe von 47,2 bis 61 x 36,5 bis 41 mm, im Durchschnitt 53,4 x 39,1 mm (n = 83) feststellen. Die relative Länge der Eier, die mit der von Haartman (1971) benutzten Formel (Länge/Breite x 100) berechnet wurde, schwankt zwischen 130 und 163 und liegt durchschnittlich bei 137. Das Gewicht variiert zwischen 38,4 und 52,7 g und beträgt im Durchschnitt 45,3 g.

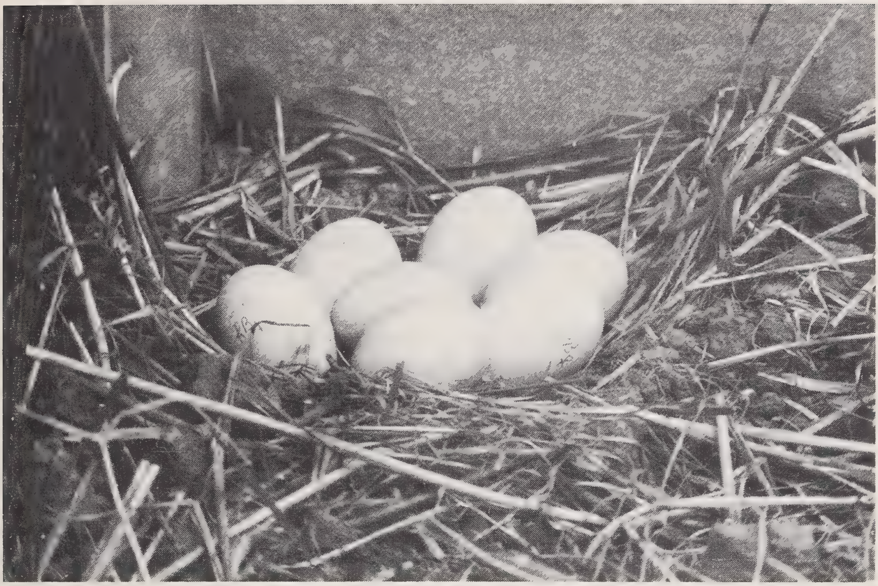


Abb. 1: Ein sechs Tage bebrütetes Vollgelege von *Syrmaticus mikado.* Die Auspolsterung mit Halmen ist gut erkennbar.

Die Werte der Eier einjähriger Hennen liegen deutlich niedriger als die zwei- und mehrjähriger, und zwar haben die Eier einjähriger Weibchen eine Größe von 47,2 bis 53 x 38 bis 39,2 mm (im Durchschnitt 49,7 x 38,6 mm) und die der übrigen eine von 51 bis 61 x 36,5 bis 41 mm (im Durchschnitt 55,4 x 39,4 mm). Die relative Länge der Eier schwankt bei Einjährigen zwischen 121 und 139 (im Durchschnitt 129), bei Mehrjährigen zwischen 130 und 163 (im Durchschnitt 141). Entsprechend liegt auch das Eigewicht zwischen 39,1 und 44,4 g (durchschnittlich 41,4 g) bzw. 38,4 und 52,7 g (durchschnittlich 47,5 g). Die Unterschiede sind statistisch signifikant, und zwar liegen die Signifikanzschwellen für die Eilänge bei $p < 0.0001$ (t-Test; $n_1 = 39$, $n_2 = 21$), Eibreite bei $p < 0{,}01$, für das Eigewicht bei $p < 0.0001$ und für die relative Eilänge bei $p < 0{,}0001$. Zwischen der relativen Länge und dem Gewicht der Eier gab es eine schwache positive Korrelation ($r < 0{,}05$). Bis auf Cuculidae (Kuckucke) und Tinamidae (Steißhühner) fand auch Haartman (1971) bei mehreren Vogelgruppen eine positive Korrelation zwischen der relativen Länge und dem Gewicht der Eier auf Signifikanzschwellen über der 99 %- bzw. 99,9 %-Grenze.

Nisten

Das einen Durchmesser von ca. 18—25 cm (im Durchschnitt 21 cm) und eine Tiefe von etwa 4—9 cm (im Durchschnitt 6 cm) aufweisende Nest des

Mikadofasans ist eine einfache in den Boden gescharrte Mulde, die anfangs gar nicht oder nur mit wenigen Halmen ausgefüttert ist, ähnlich dem von *Phasianus colchicus*, von dem schon Wittmann (1891) berichtet. Im Laufe der Zeit, in der die Eier gelegt werden, erfolgt aber eine mehr oder weniger starke Auspolsterung mit verschiedenem Pflanzenmaterial und einzelnen Daunenfedern (Abb. 1).

Erstes Anzeichen für den baldigen Beginn eines Nestanlegens ist die Suche nach einem Nistplatz. Diese Suche wird im allgemeinen schon einen Tag vor der ersten Eiablage unternommen. Sie beginnt mit einer gewissen Unruhe der Hennen: diese gehen — öfter laufen sie — mit herabhängenden Flügeln durch das Gehege von Ecke zu Ecke, von einem Gebüsch zum anderen, bleiben an bestimmten Stellen kurz stehen, schauen um sich und bewegen sich weiter fort. Mit der Zeit setzen sie sich an bestimmten Orten kurz halb nieder, machen dabei ab und zu auf der Stelle einige Körperdrehungen verschiedenen Ausmaßes ohne zu scharren, stehen dann wieder auf und entfernen sich vom Platz. Zwischendurch legen sie Pausen (z. B. Ausruhen, Federpflege, Futteraufnahme) ein, die anfangs stundenlang dauern können. Die Zielstrebigkeit der Bewegungen auf bestimmte Punkte im Gehege unterscheidet diese Nistplatzsuche z. B. von den stereotyp verlaufenden Hin- und Herbewegungen der Tiere am Gehegezaun.

Die Hennen konzentrieren ihre Bewegungen vorerst auf einige bestimmte Stellen, die sie oft der Reihe nach besuchen, oder sie bleiben einige cm davor stehen, werfen einen Blick darauf und kehren entweder um oder laufen daran vorbei. Die Besuche werden dann mit der Zeit immer häufiger und intensiver, und die Weibchen fangen allmählich auch an, hie und da an den zukünftigen Nistplätzen zu scharren. Dabei nehmen sie eine halbgeduckte Haltung mit herabhängenden Flügeln ein, stützen sich abwechselnd auf einen Fuß bzw. ein Bein, während sie mit dem anderen die Erde langsam seitwärts oder nach hinten „wegdrücken", wobei sie beim Wechsel des Standbeines fast immer eine Körperdrehung unterschiedlicher Größe vollziehen. Die Erde wird nicht wie z. B. beim Scharren nach Futter nach hinten geschleudert, sondern fast „vorsichtig" beiseite geschoben. Dabei machen die Tiere vorerst von ihrem Schnabel keinen Gebrauch, wie dies z. B. beim Staubbaden oder Futterscharren der Fall ist. Dann unterbrechen sie den Vorgang plötzlich und entfernen sich vom Nistplatz, wobei sie unterwegs oft hastig nach Pflanzen picken, die sie entweder fressen oder mit einem Kopfschütteln nach der Seite oder manchmal mit ruckartigen Kopfbewegungen über die Schultern nach hinten werfen bzw. schleudern.

Die Bewegungen konzentrieren sich allmählich mehr und mehr auf eine Stelle, die die Hennen dann öfter besuchen und wo sie intensiv scharren. Sie halten sich jetzt oft mehrere Minuten am Nestort auf. Es kann aber vorkommen, daß die Weibchen diese fast vollendete Nestmulde verlassen und sich auf eine oder sogar mehrere andere Stellen konzentrieren und ihren Nestbau erneut fortsetzen. So wechselte z. B. eine Henne innerhalb von etwa 9 Stunden ingesamt siebenmal die Niststelle.

In den letzten Phasen des Nestbauens setzen sich die Hennen während des Scharrens zwischendurch kurz nieder, vielleicht, um die Muldentiefe zu kontrollieren. Dabei beginnen sie jetzt, neben ihren Füßen auch den Schnabel zu gebrauchen: sie strecken ihren Hals weit nach vorne und versuchen, herumliegendes Heu bzw. Grashalme oder Ähnliches mit der Unterseite des Schnabels bis auf den Nestrand zu sich zu ziehen, oder picken einzelne Halme, ab und zu auch Steinchen und Erdklümpchen, auf und legen sie rechts und links auf den Nestrand, bis sie sich endlich unter Drehbewegungen sowie seitlichem Hin- und Herrücken des Körpers zur Eiablage still hinsetzen.

Eiablage

Die mehrere Phasen aufweisende Verhaltensfolge der Eiablage von *Syrmaticus mikado* wird im folgenden anhand von Abb. 2—4 erläutert, wobei die Zahlen in Klammern bei der Beschreibung die jeweilige Phase in Abb. 2 angeben.

Nachdem die Henne ihre Nestmulde, wie oben geschildert, vorbereitet hat, setzt sie sich unter seitlichem Hin- und Herrücken des Körpers in die Mulde, zieht die bis dahin herabhängenden Flügel zusammen, den Hals zurück und hält das Gefieder dabei leicht aufgeplustert. So bleibt sie durchschnittlich etwa 4 min. weitgehend still sitzen (5 u. 5 b). Dabei kann sie zwischendurch hie und da die Flügel leicht lüften und wieder zusammenziehen oder eine schwache Bewegung seitlichen Hin- und Herrückens machen. Ab und zu kommt auch ein Stellungswechsel vor, indem sie sich halb erhebt, sich mehr oder weniger um die dorsoventrale Körperachse dreht und sich wieder hinsetzt. Kurz vor der eigentlichen Eiablage drückt die Henne allmählich den Hinterkörper leicht nach unten und richtet die Vorderhälfte schwach auf. Umgekehrt kann dabei manchmal aber auch die Hinterhälfte höher gehalten werden als der Vorderkörper. Während das Weibchen dann den Schwanz allmählich leicht hochhebt, laufen einige Kontraktionswellen über die hintere Körperhälfte, was oft von einer stöhnend klingenden Lautäußerung der Hennen begleitet ist. Im Moment des Ei-Austretens (6) wird der Körper des Weibchens leicht nach vorne bewegt. Die Henne verharrt einige Sekunden bewegungslos in der Stellung, in der sie gerade gelegt hat (7), steht dann auf (8), wobei sie, zu Boden blickend, den Kopf im Bereich von etwa 180 Grad seitlich hin und her bewegt. Dann rollt bzw. wendet sie ca. eine halbe Minute lang das Ei im Nest, indem sie mit dem Schnabel an der ihr abgewandten Seite unter dieses greift und es so vorsichtig zu sich hinrollt (9 u. Abb. 4 A). Beim Vorhandensein mehrerer Eier im Nest führt sie den Schnabel von allen Seiten zwischen den Eiern hindurch, um sie zu wenden. Dann setzt sie sich und beginnt im Sitzen (10 u. 11) oder nach dem Eirollen schon im Stehen mit dem „Halmwerfen" (10 a u. 13): beim Halmwerfen streckt die Henne, ob sie sitzt oder steht bzw. ob sie im Nest oder außerhalb des Nestes ist, ihren Hals mehr oder weniger weit nach vorn (Abb. 4 B), nimmt ein Stück Halm, manchmal auch gleichzeitig mehrere davon in den Schnabel, hebt den Kopf dann langsam hoch und gleichzeitig zurück bis etwa zum Flügelansatz, so daß die Schnabelspitze nach hinten gerichtet ist. Dann wirft sie anschließend das Gefaßte mit einer ruckartigen Kopfbewegung über die Schultern rückwärts (Abb. 4 C—E). Dabei benötigen die Fasanen pro Wurf durchschnittlich 2,8 Sek. Sie ziehen Halme von ca. 15 cm Länge allen anderen vor. Oft zerstückeln sie längere Halme mit heftigen Schüttelbewegungen gegen den Boden, bevor sie sie rechts und links zurückwerfen.

Nach einigen Halmwürfen steht das Weibchen auf (12), wenn es im Sitzen schon damit angefangen hatte, und fährt im Nest mit dem Halmwerfen durchschnittlich noch etwa 2 Min. fort (13). Wenn entweder überhaupt keine oder möglicherweise keine passenden Halme in Reichweite sind, macht die Henne den ersten Schritt auf den Nestrand, um weitere Halme zu erreichen. So verläßt sie Schritt für Schritt halmwerfend das Nest. Dieses Halmwerfen wird etwa über eine Strecke von durchschnittlich 130 cm (durchschnittlich in ca. 9 Min.) ausgedehnt (14). Dadurch gelangt das umliegende Pflanzenmaterial (Halme) nach jeder Eiablage mehr oder weniger näher an das Nest. Nun begibt sich die Henne eilig entweder zur Wasser- und Futteraufnahme oder schüttelt sich erst (15) und geht dann zu Wasser und Futter oder umgekehrt (16). Damit geht der Vorgang der (ersten) Eiablage zu Ende, denn das Weibchen beginnt wieder mit seinen allgemeinen Tagesaktivitäten wie z. B. Feder- bzw. Körperpflege (17). Der ganze Vorgang von Phase 5 bis 14 nimmt sehr selten mehr als eine halbe Stunde in Anspruch, während die vor der eigentlichen Eiablage mehrmals durchlaufenen Phasen 1 bis 5 a (s. unten!) mehrere Stunden dauern.

Die Eiablage läuft aber nicht immer in der beschriebenen Verhaltensfolge ab. Hin und wieder kann es vorkommen, daß eine oder mehrere Phasen, vor allem nach der eigentlichen Eiablage, übersprungen werden oder die Henne eine frühere Phase wiederholt. Daran schließt sich dann eine folgende Stufe oder deren mehrere an. So steht die Henne gelegentlich unmittelbar vor der eigentlichen Eiablage halb auf und legt im Stehen ihr Ei ab, wobei sie bereits vor dem Eiaustritt den Hinterkörper herunterdrückt. Oder sie geht gelegentlich z. B. vom Stillbleiben (7) direkt zum Halmwerfen (11) über oder treibt „Nestpflege", indem sie (fast immer im Sitzen) mit dem Schnabel das umliegende Pflanzenmaterial bis auf den Nestrand zu sich zieht oder einzelne Halme am Nest aufpickt und sie umplaziert. Dabei pickt sie nach einem Halm (oder auch nach mehreren), faßt ihn und legt ihn an eine andere Stelle; manchmal beläßt die Henne ihn aber auch am bisherigen Ort. In anderen Fällen drückt sie den im Schnabel gehaltenen Halm an einen neuen Platz derart, daß er zwischen anderem Nistmaterial eingefügt wird. Die Nestpflege kann dann, wie Abb. 2 zu entnehmen ist. z. B. entweder in Halmwerfen (11) oder in Aufstehen (8) übergehen, wobei letzteres wieder über Nestpflege z. B. in Eirollen (9) oder Halmwerfen (13) einmünden kann. Weitere Möglichkeiten der Aufeinanderfolge von Verhaltensweisen sind Abb. 2 zu entnehmen.

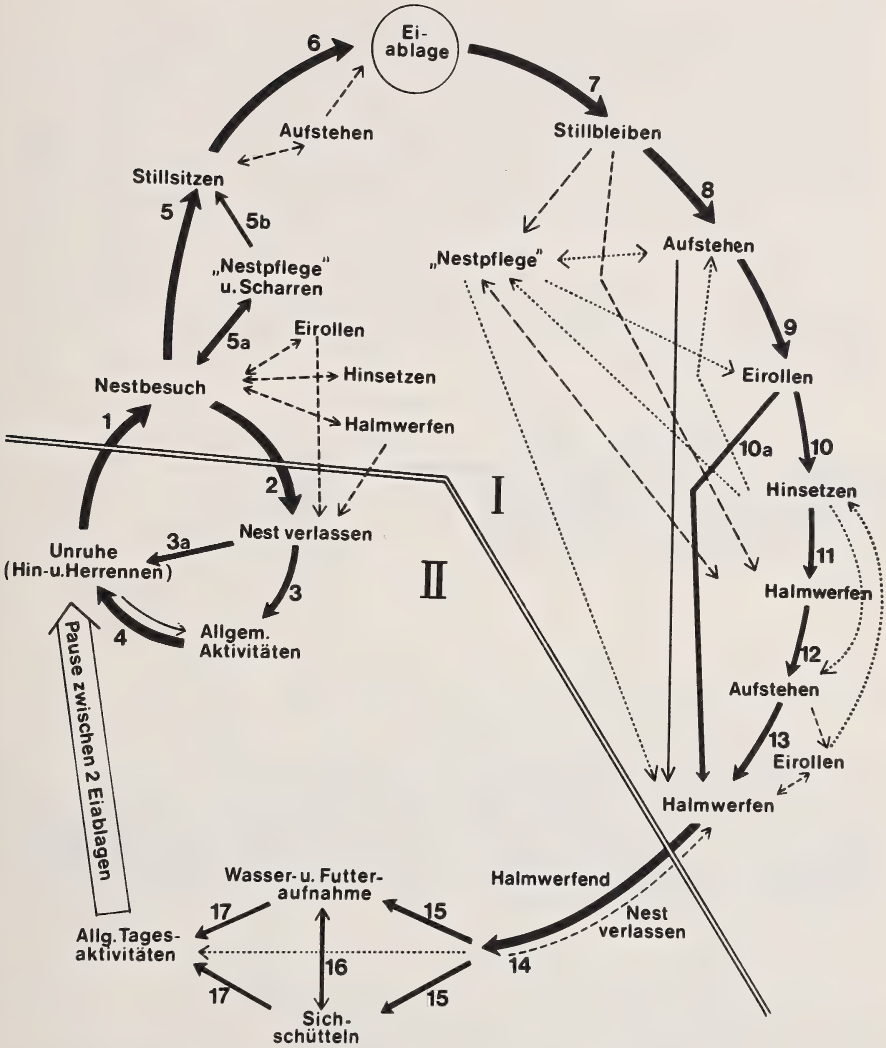

Ei-
ablage
6
7
Aufstehen
Stillbleiben
Stillsitzen
8
5
5b
Aufstehen
„Nestpflege"
u. Scharren
„Nestpflege"
9
Eirollen
5a
Eirollen
Hinsetzen
Nestbesuch
1
Halmwerfen
10a
10
2
I
Hinsetzen
Nest verlassen
3a
Unruhe
(Hin-u.Herrennen)
II
11
3
Halmwerfen
4
Allgem.
Aktivitäten
12
Pause zwischen 2 Eiablagen
Aufstehen
13
Eirollen
Halmwerfen
Wasser- u. Futter-
aufnahme
Halmwerfend
17
15
Nest
verlassen
Allg. Tages-
aktivitäten
16
14
17
15
Sich-
schütteln

Abb. 2: Verhaltensfolge der Eiablage bei *Syrmaticus mikado.* Die Doppellinie trennt die Verhaltensweisen im Nest (I) und außerhalb des Nestes (II) voneinander. Dicker Pfeil = Hauptverlauf des Vorganges; einfacher Pfeil = Verhaltensweise kommt öfter vor; gestrichelter Pfeil = kommt gelegentlich vor; punktierter Pfeil = kommt nur selten vor. Weiteres im Text.

In der Regel fängt der nächste Eiablagevorgang nach eintägiger Pause — meist schon am späten Vormittag — mit Hin- und Herrennen (Unruhe beim Legedrang) der Hennen, wie bereits im vorangegangenen Kapitel beschrieben, erneut an. Wie weit allerdings dieses Hin- und Herrennen (4) sowie auch mehrmals stattfindende Nestbesuche (1) und darauffolgendes Nestverlassen (2) vor der eigentlichen Eiablage bei *Syrmaticus mikado* durch die Gefangenschaft bedingt sind, muß offenbleiben, bis Freilandbeobachtungen vorliegen. Die vorstehend genannten drei Verhaltensweisen, Hin- und Herrennen, Nestbesuch und -verlassen, werden zwischendurch von Pausen mit Ausruhen, Federpflege oder Futteraufnahme unterbrochen, die anfangs stundenlang dauern können und in Abb. 2 mit „allgemeinen Aktivitäten" (3) bezeichnet sind. Diese unterscheiden sich von den ebenfalls in Abb. 2 genannten „allgemeinen Tagesaktivitäten" (17) nach dem abgeschlossenen Vorgang der Eiablage nur dadurch, daß sie während des Eiablagevorgangs stattfinden. „Allgemeine Tagesaktivitäten" geben also das allgemeine Verhalten der Hennen zwischen zwei Eiablagen wieder.

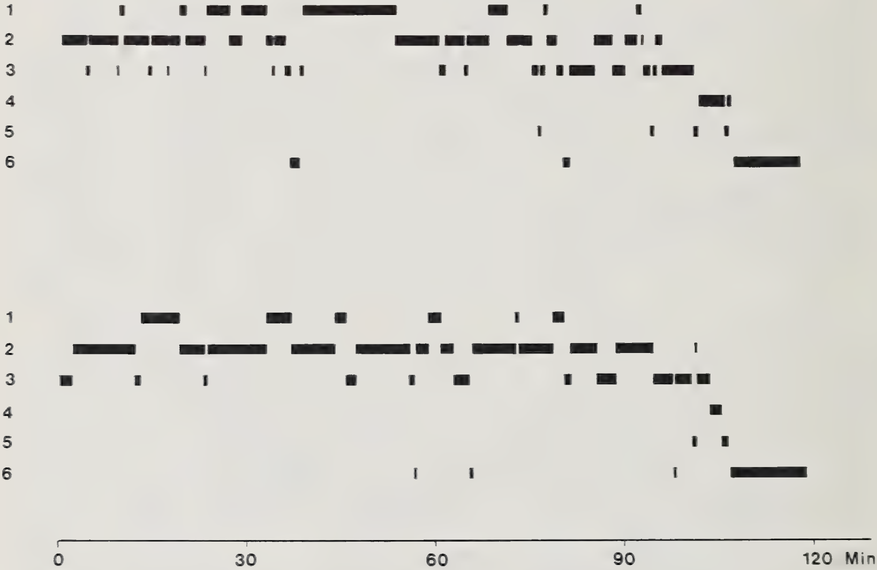


Abb. 3: Die beiden letzten Stunden zweier charakteristischer Eiablagevorgänge von *Syrmaticus mikado* (Verhaltensweisen unter 10 sec. Dauer wurden wegen technischer Schwierigkeiten nicht eingezeichnet, bzw. der danach folgenden Verhaltensweise zugerechnet). 1. Allgemeine Aktivitäten, 2. Hin- und Herrennen, 3. Nestbesuch mit „Nestpflege" und -scharren, 4. Eigentliche Eiablage mit kurzem Stillsitzen und -bleiben sowie Hinsetzen, 5. Eirollen, 6. Halmwerfen. Weiteres im Text.

Ziel der Bewegungen beim Hin- und Herrennen vor der eigentlichen Eiablage ist das Nest. Dabei gleichen die wiederum mehrmals durchlaufenen Phasen 1—5 a, die im ganzen mehrere Stunden in Anspruch nehmen, neben dem neu auftretenden Eirollen im Nest noch mit wenigen anderen Ausnahmen denen des

Nestbauens: mit ähnlichen Bewegungen wie beim Nestbau wird im Nest gescharrt. Dies dient offensichtlich dazu, das z. B. durch Halmwerfen ins Nest geratene Material mehr zum Rand oder näher zum Boden hin zu bringen. Dabei sind die Bewegungen der Henne noch „vorsichtiger" (Eier im Nest!). Jetzt pickt sie unterwegs — vor allem beim Nestverlassen — nicht nur hastig Stücke von Pflanzen auf und schleudert sie hin und wieder über die Schulter nach hinten, sondern wirft auch ab und zu Halme, wie dies nach der eigentlichen Eiablage auftritt, d. h. sie verläßt das Nest halmwerfend.

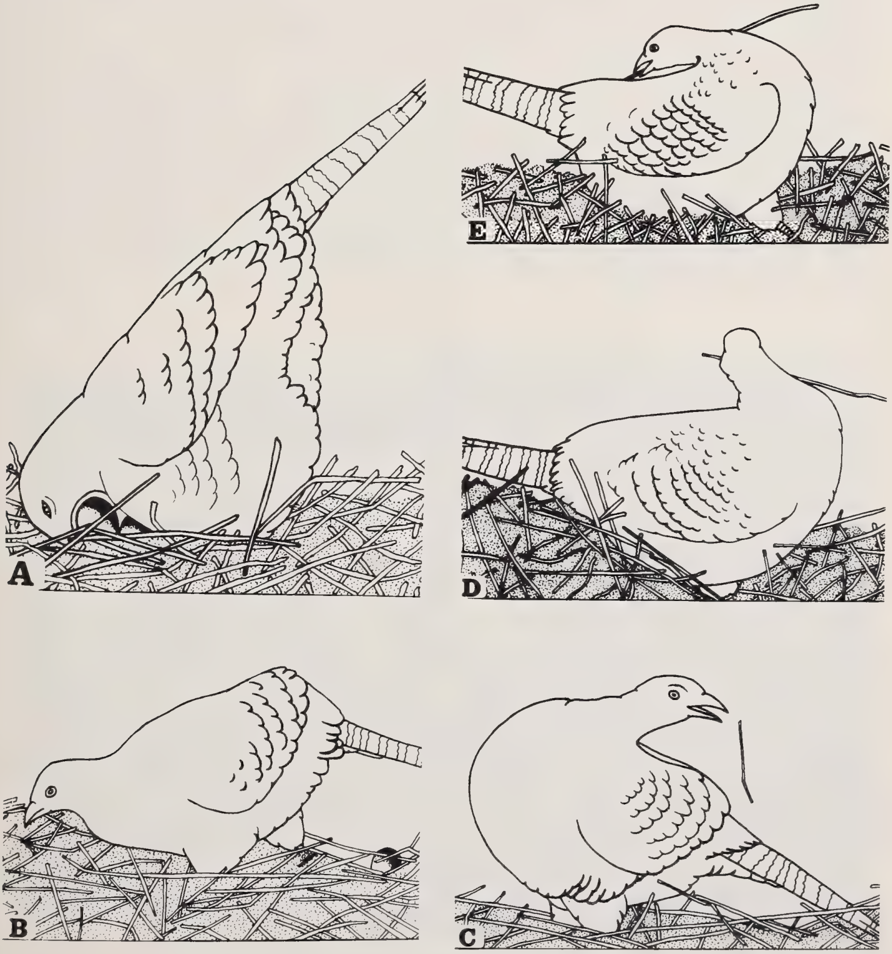


Abb. 4: Eirollen (A) und Halmwerfen (B-E) der *Syrmaticus mikado*-Hennen nach der eigentlichen Eiablage. Erklärung im Text.

Etwa ab dem vierten Ei scharrt die Henne im Nest nicht mehr so intensiv wie früher. Vielmehr drückt sie das bis dahin durch „Nestpflege" und Halmwerfen ins Nest gelangte Material fest, so daß die jetzt gut geformte Mulde ausgepolstert wird (Abb. 1).

Nach der Ablage des vorletzten Eies, mit dem auch das Brüten anfängt, läuft die Verhaltensfolge nicht vollständig ab, sondern bricht im Normalfall, d. h. wenn die Henne gleich nach der Ablage mit dem Brüten beginnt, bei Phase 10 ab. Es kann aber vorkommen, daß das Weibchen bis zur Stufe 14 geht oder den ganzen Vorgang zu Ende durchmacht und sich später zum Brüten begibt, außer in Einzelfällen, wo die Hennen, ohne mit Brüten zu beginnen, das Legen beenden, was wahrscheinlich gefangenschaftsbedingt ist.

Die beiden letzten Stunden zweier charakteristischer Eiablagevorgänge sind in Abb. 3 hinsichtlich Zeitdauer und Abfolge einzelner Verhaltensweisen noch näher analysiert worden. Darin sind z. B. die an Zahl und Dauer immer weiter zunehmenden Nestbesuche gut zu erkennen. Ersichtlich sind auch das Hin- und Herrennen und das bis zur eigentlichen Eiablage sporadisch vorkommende Eirollen und Halmwerfen. Mit letzterem beendet die Henne dann, vom Nest weggehend, die Eiablage und besucht das Nest bis zum Beginn der nächsten Eiablage nur sehr selten.

Diskussion

Die Eiablage von *Syrmaticus mikado* stellt eine im ganzen mehr oder weniger feste Verhaltensfolge dar. Wenn die Weibchen bei irgendeiner Phase gestört werden, so daß sie den Eiablagevorgang kurzfristig unterbrechen müssen, fangen sie bei Störung vor der eigentlichen Eiablage jedesmal erneut mit Hin- und Herrennen an, und bei Unterbrechungen nach der Eiablage, wenn sie überhaupt noch zurückkommen, beginnen sie meist entweder beim Eirollen oder Halmwerfen und nur sehr selten bei der „Nestpflege".

Das Halmwerfen bei *Syrmaticus mikado* als solches hat höchstwahrscheinlich die Funktion der Eierbedeckung (Abb. 5), die aber zumindest bei den in der Gefangenschaft lebenden Tieren nicht mehr vollständig intakt ist, bzw. nicht immer sinngemäß ausgeführt wird. So kommt es fast jedesmal vor, daß die Henne sich umdreht und in die umgekehrte Richtung wirft. Es geschieht sogar gelegentlich, daß das Weibchen, das sich, Halme werfend, vom Nest mehr oder weniger entfernt hatte, kehrtmacht und, wiederum Halme werfend, sich aufs Nest zubewegt, dort die Halme aus dem Nest aufpickt, sie aus dem Nest heraus zurückwirft und sich über das Nest hinweg, Halme werfend, wieder von ihm entfernt. Eine Henne, die z. B. zwischen der Eternitwand der Voliere und einem daran gelehnten Brett ihr Gelege zeitigte, fuhr mit dem Halmwerfen fort, bis sie sich ca. einen Meter vom Brett entfernt hatte. Dabei war es unmöglich, daß ein Halm je auf das Nest gelangen konnte, nachdem sie zwischen der Wand und dem Brett herausgekommen war.

Die Motivation zum Halmwerfen bzw. zur Eierbedeckung scheint selbst aber noch immer so stark zu sein, daß die Hennen, wenn sie keine oder keine passenden Halme, bzw. Pflanzenteile zur Verfügung haben, auch Steinchen, Erdklümpchen und was drum herum liegt werfen. Sie rupfen sogar Gras oder Blätter aus und werfen sie zurück. Die Stärke der Motivation zum Halmwerfen konnte zweimal auch demonstriert werden, indem die Hennen gleich nach der eigentlichen Eiablage vom Nest weggetrieben wurden. Sie kamen dann wieder auf das Nest und fuhren mit dem Halmwerfen fort, was sie normalerweise direkt nach Abschluß des Vorgangs der Eiablage nie tun.

Die Hennen führen, wenn die Halme irgendwie von ihrem Schnabel herunterfallen, die Bewegungen des Werfens bis zum Ende fort, ohne einen Halm im Schnabel zu haben, ähnlich der fast wie im Leerlauf zu Ende geführten Einziehbewegung des Eirollens bei der Graugans, wenn z. B. das Ei einmal zur Seite wegrollt (Lorenz & Tinbergen 1938). Ab und zu „werfen" die Mikado-Hennen, ohne etwas im Schnabel zu haben, mit einer ruckartigen Kopfbewegung über die Schultern ins Leere, nachdem sie vorher mit langgestrecktem Hals Suchbewegungen gemacht, aber möglicherweise keine passenden Halme gefunden haben. Es scheint, daß die Bewegung eine Erbkoordination im Sinne von Lorenz & Tinbergen (1938) darstellt und starr zu Ende geführt wird, wenn sie einmal ausgelöst ist.

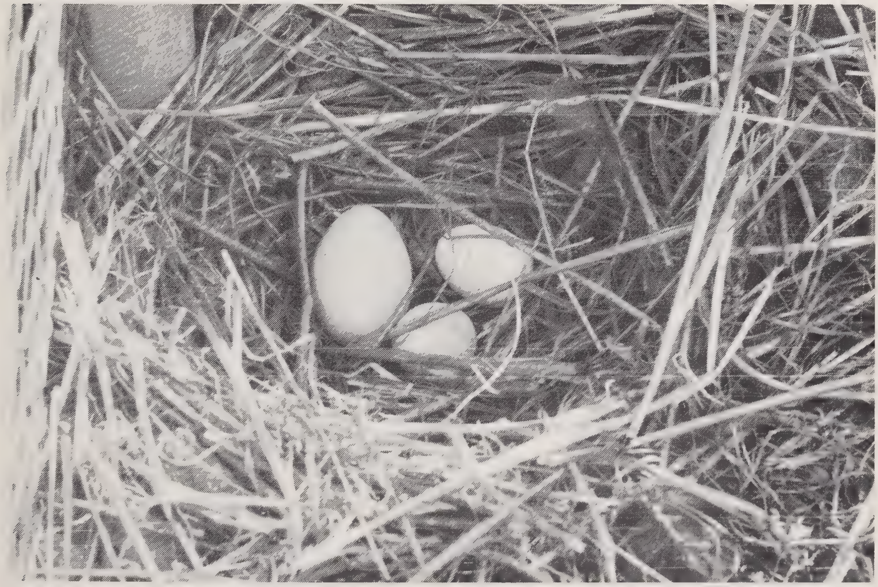


Abb. 5: Nest von *Syrmaticus mikado* kurz nach der Ablage des dritten Eies (links). Die zwei kleineren sind Gipseier, die gegen früher gelegte Eier ausgetauscht wurden. Die beim Nestverlassen von der Henne auf die Eier geworfenen einzelnen Halme sind gut erkennbar.

Bei den Brutpausen kommt das Halmwerfen, wenn überhaupt, dagegen meist nur andeutungsweise vor: die Henne pickt, während sie das Nest verläßt, hier und da hastig Pflanzenmaterial und auch manchmal Steinchen oder Erdklümpchen auf, läßt sie aber entweder wieder fallen oder legt bzw. wirft sie gerade beiseite. Dabei erreicht aber keinerlei Material die Eier, so daß sie völlig unbedeckt bleiben (Abb. 1). Dies ist wahrscheinlich auch vorteilhafter, denn die Henne kann diese wertvollen Minuten z. B. für Futteraufnahme oder ein Staubbad verwenden, um sich dann schnell wieder auf die Eier zu setzen. Während der Gelegezeitigung ist die Lage dagegen anders: die Eier müssen je nachdem 48—72 Stunden, manchmal sogar länger, unbedeckt bleiben, bis die Henne sich für die nächste Eiablage wieder zum Nest begibt, so daß es wohl vorteilhafter ist, die Eier zu tarnen, als sie unbedeckt zu lassen.

Von der Eier- bzw. Nestbedeckung berichten u. a. Wittmann (1891) für „manche" Hennen von *Phasianus colchicus*, Bent (1932) für Rebhuhn (*Perdix p. perdix*) und Präriehuhn (*Tympanchus cupido americanus*), Heinroth (1938) für Birkhuhn (*Lyrurus tetrix*) und Stockente (*Anas plathyrhynha*), Engelmann (1957) für Hausgans, Bernt & Meise (1959—60) für Auerhuhn (*Tetrao urogallus*) und Rebhuhn, Felix (1964) für die Hennen der Ohrfasanen (*Crossoptilon*) und schließlich Armstrong (1947) für verschiedene Vogelgruppen.

Von einer dem Halmwerfen von *Syrmaticus mikado* ähnlichen Verhaltensweise berichten u. a. Allen (1934) für die Hennen des Kragen-Waldhuhns (*Bonasa umbellus*) und Krätzig (1940) für das Moorschneehuhn (*Lagopus lagopus*). Die ersteren werfen unmittelbar vor dem Nestbau, während der Gelegezeitigung und in den ersten Tagen des Brütens Blätter über die Schultern nach hinten. Die Moorschneehühner legen — während sie noch im Nest sind — das umliegende Pflanzmaterial bei der Eiablage und in den Brutpausen zurück und bedecken so die Eier. Ohne nähere Angaben gibt ferner Wennrich (1974) ein „Über-die-Schulter-Werfen von Nestmaterial" der Haushühner an.

Außerhalb der Hühnervögel werden die Verhaltensweisen des Halmwerfens — so wie sie für *Syrmaticus mikado* beschrieben sind — vom Sandregenpfeifer (Laven 1940) und Kiebitz (Laven 1941, Seitz 1950) berichtet, allerdings bei beiden Arten zuerst vom Männchen angefangen und von diesem vor und während der Nestgründung ausgeführt. Dadurch locke das Männchen anfangs seine Partnerin bzw. seinen „Geschlechtskumpan", wie Seitz (1950) es nennt, zu der zukünftigen Neststelle. Im Laufe der Nestgründung beteilige sich dann auch das Weibchen daran und beginne ebenfalls mit dem Halmwerfen. In beiden Fällen erscheint das Halmwerfen vorwiegend als ein Verhaltensanteil der Nestgründung und stellt — auch nach Meinung von Laven (mdl. Mittlg.) — ferner eine Verhaltensweise dar, die offensichtlich zur Intensivierung der Paarbindung bzw. -beziehung dient. Bei *Syrmaticus mikado* wird das Halmwerfen, wie schon geschildert, dagegen hauptsächlich vom Weibchen insbesondere nach den Eiablagen ausgeführt und dient offensichtlich der Eierbedeckung bzw. -tarnung. So wird hier wiederum ersichtlich, wie ein und dieselbe Verhaltensweise bei verschiedenen Arten unterschiedliche Funktionen erfüllen kann.

Nach meinen Beobachtungen tritt das Halmwerfen, mehr oder weniger in derselben Weise wie für *Syrmaticus mikado* beschrieben und in Abb. 2 dargestellt, auch bei *Crossoptilon auritum* (Blauer Ohrfasan), *Gallus gallus murghi* und *Gallus gallus* f. *domesticus* (Blausperber, Australorps, New Hamsphire) auf. Unterschiede betreffen nur die Dauer und Intensität der einzelnen Phasen der Verhaltensfolge. Es ist wahrscheinlich, daß die Verhaltensweise und -folge der Eiablage, eingeschlossen Halmwerfen, auch bei den meisten anderen, wenn nicht allen, bodenbrütenden Hühnervögeln mehr oder weniger ähnlich ausgeprägt ist.

Zusammenfassung

Drei Jahre lang wurden u. a. die Verhaltensweisen der Eiablage von 20 in Volieren gehaltenen Mikadofasanen (*Syrmaticus mikado*) beobachtet. Die Legezeit im Beobachtungsort Mainz (50° N) lag zwischen April und Juni. Sie legten mit vorwiegend eintägigen Pausen im Durchschnitt 11 Eier. Die Eier einjähriger Hennen waren signifikant kleiner und leichter als die der Mehrjährigen.

Die Eiablage besteht aus einer mehr oder weniger festen Verhaltensfolge, die auch den meisten, wenn nicht allen anderen bodenbrütenden Hühnervögeln eigen zu sein scheint. Nach der Eiablage, wenn die Weibchen das Nest verlassen, kommt es zu einem über die Schulter zurück nach hinten gerichteten „Halmwerfen", das offenbar die Funktion einer Eierbedeckung bzw. -tarnung hat.

Summary

Egg laying behaviour of the Mikado pheasant (*Syrmaticus mikado*) in captivity.

The egg laying behaviour of 20 Mikado pheasants (*Syrmaticus mikado*) was observed over a period of three years. The laying time at the observation place Mainz (50° N) occurred between April and June. The females laid preponderantly with one day intervals at average 11 eggs in one season. The eggs of one year old females were significantly smaller and ligther than those of older ones.

The egg laying process consists of a more or less fixed behaviour sequence, which seems to be peculiar to the most, if not all, other gallinaceous birds nesting on ground. The females throw straw etc. backwards while leaving their nest after egg laying. This so-called "straw throwing" behaviour has obviously the function of eggs covering or eggs camouflage.

Literatur

Allen, A.A. (1934): Sex rhythm in the Ruffed Grouse (*Bonasa umbellus*) and other birds. — Auk 51: 180—199.

Armstrong, E.A. (1965): Bird Display and Behaviour. — Dover, London & New York.

Beebe, W. (1918—22): A Monograph of the Pheasants. — Witherby, London.

Bent, A.C . (1932): Life histories of North American gallinaceous birds. — U.S. Nat. Mus. Bull. 1962.

Berndt, R. & W. Meise (1959—66): Naturgeschichte der Vögel. Ein Handbuch der allgemeinen und speziellen Vogelkunde. - Kosmos, Stuttgart.
Delacour, J. (1965): The Pheasants of the World. — Country Life, London.
Engelmann, C. (1957): So leben Hühner, Tauben, Gänse. — Neumann, Radebeul.
Felix, J. (1964): Ohrfasanen. — Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
Haartmann, L. von (1971): Einige Bemerkungen über die Form des Vogel-Eies. — Vogelwarte 26: 185—192.
Harrison, C.J.O. (1970): Frontal pattern and wing-whirring in some pheasant species. — Pheasant Trust and Norfolk Park, Ann. Rep.: 15—16, Great Witchigham.
Heinroth, O. (1938): Aus dem Leben der Vögel. — Springer, Berlin.
Krätzig, H. (1940): Untersuchungen zur Lebensweise des Moorschneehuhns (*Lagopus l. lagopus*) während der Jugendentwicklung. — J. Orn. 28: 135—165.
Kruijt, J. P. (1963): Notes on wing display of Pheasants. — Avic. Mag. 69: 11—20.
Laven, H. (1940): Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers. — J. Orn. 88: 183—287.
— (1941): Beobachtungen über Balz und Brut beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*). — J. Orn., Ergänzungsband 3: 1—64.
Lorenz, K. & N. Tinbergen (1938): Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. — Z. Tierpsychol. 2: 1—29.
Poltock, D. (1972): In search of the Mikado Pheseant (*Syrmaticus mikado*). — Pheasant Trust and Norfolk Park, Ann. Rep.: 20—22, Great Witchigham.
Şahin, R. (1984): Zur Balz des Mikado-Fasans (*Syrmaticus mikado*) in Gefangenschaft. — J. Orn. 125: 15—23.
Schenkel, R. (1958): Zur Deutung der Balzleistungen einiger Phasianiden und Tetraoniden. — Orn. Beob. 55: 65—95.
Seitz, A. (1950): Beobachtungen über die Bodenbalz beim Kiebitz (*Vanellus vanellus*). — Z. Tierpsychol. 7: 275—286.
Steinbacher, G. (1941): Das Flügelschlagen der Fasanen. Zool. Garten N.F. 13: 233—236.
Vincent, J. (1966): Red Data Book 2, Aves. — Art graphiques Heliographia, Lausanne.
Wayre, P. (1967): Swinhoe's Pheasants for Taiwan. — Pheasant Trust and Norfolk Park, Ann. Rep.: 11—18, Great Witchigham.
— (1969a): Wildlife in Taiwan. — Oryx 10: 46—56.
— (1969b): A Guide to the Pheasants of the World. — Country Life, London.
Wennrich, G. (1974): Studium zum Verhalten verschiedener Hybrid-Herkünfte von Haushühnern (*Gallus domesticus*) in Boden-Intensivhaltung mit besonderer Berücksichtigung aggressiven Verhaltens und des Kannibalismus. 3. Mitteilung: Verhaltensweisen des Pickens im Funktionskreis des Fortpflanzungsverhaltens. — Arch. Geflügelk. 38: 221—228.
Wissel, C. von, et al. (1966): Fasanen und andere Hühnervögel. — Neumann-Neudamm, Melsungen.
Wittmann, P. (1891): Der Edelfasan — seine Naturgeschichte, Aufzucht und Hege, Jagd und Benutzung. — Künast, Wien.

Dr. Rüştü Şahin, D.Ü. Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, Diyarbakır, Türkei.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 65—68	Bonn, Mai 1985

Field notes on New Caledonian raptors with particular reference to *Haliastur sphenurus*

by

René de Naurois[1]

Apart from *Pandion haliaetus*, still fairly abundant along coasts and on islets, there are five species of Accipitriformes in New Caledonia: *Falco peregrinus nesiotes* Mayr, 1941, *F. fasciatus vigilax* (Wetmore, 1926), *Circus approximans* Peale, 1848 and *Haliastur sphenurus* (Vieillot, 1818).

Falco peregrinus nesiotes is a very rare bird on the island. I was able to identify it three times during an eleven months' period of intensive ornithological work (1971, and 1975—1979). Once a bird was flying straight from one island to the other in the straits between new Caledonia and the Isle of Pines (extreme south of the archipelago where extensive *Araucaria* trees grow on coral reefs). On another occasion, in the central part of the main island, a large female had just been killed by a farmer after diving repeatedly on poultry. In a lonely place in the mountains of the same district a pair was observed calling and screaming for an hour: it apparently had its breeding quarters on some ledges of a nearby rocky slope.

Accipiter haplochrous is fairly common in dense forest and gallery forest. It often perches a few meters above the ground on a branch, watching motionless. It nests on trees and it preys on small birds. I found passerines like *Zosterops* sp. in its stomach. Its hunting territories encroach very little upon those of the following species (narrow overlap along forest edges). Laying takes place during the months of September to October.

Accipiter fasciatus vigilax lives and breeds outside the thick rainforest but is common in the more open Niaouli woods, in which the trees (*Melaleuca leucodendron*, Myrtaceae) are only four to twelve meters high. As noticed by Macmillan (unpubl. diary, A.M.N.H., New York), the bird uses to stand motionless on branches, five to ten meters above the ground, often along roads and paths, watching for small rodents and lizards. During the time they have chicks in the nest they can be seen commonly sitting on top of telephone poles. They build their nests on trees like *A. haplochrous.* Eggs are laid earlier, from August to September.

---

[1] To my friend Dr. H.E. Wolters as a special hommage for his 70th anniversary.

At first glance the habitat of *Circus approximans* seems to be entirely different: fields, cultivations, grasslands, heath on slopes, also marshy plains, which it ceaseless surveys as is the rule in this genus. It also frequents large clearings and meadows enclosed in Niaouli forest. I even met it in degraded forests with stunted, spaced out trees; for instance in the north of the island, where extensive Niaouli forests have been repeatedly devastated by fires. In these areas the territories of *Circus approximans* evidently do not overlap whith those of *Accipiter haplochrous* but encroach upon those of *A. fasciatus. C. approximans* feeds on batrachians and rodents, but also to an astonishing amount on lizards. Once, just before sunset, I found in a stomach no less than twenty-five lizards, ten to twenty centimeters in length.

Haliastur sphenurus is still more electic both in biotopes and diet. Inland it can be seen up to an altitude of 1000 m or more; but at low altitudes it is much more abundant, especially in the western parts of the island, where slopes are more gentle and plateaus more extensive. Authors like the Layards (1878, 1880, 1982), Macmillian (Notes, A.M.N.H.) and Warner (1947) have seen it mainly on the coastal plains and on small islands close to the "Grande Terre". Macmillian mentions large flocks of several dozens at a time! I noticed such large groups only two or three times, but could never discover a reason for such concentrations as no offal or cattle carcass was to be seen there. Thus the habitat of *H. sphenurus* coincides largely with that of *Circus approximans* (open forest and savanna) and, to a lesser extent, with that of *Accipiter fasciatus.* The diet is also very varied, including grashoppers, fish, rats, lizards, some poultry, and much carrion (The Layards, Warner, and pers. observ.). A similar variety of food items is the rule with *Milvus migrans* in Europe and North Africa.

I found and examined ten eyries, all in trees and mostly on lateral branches. Two of them were found on islets: one, at sea level, was well hidden in dense scrub of Gaiac trees (*Acacia spirorbis* Labill.) at a height of five meters; the other was in open country, on a Niaouli tree, at a height of six meters. Other nests were found on the main Island in a variety of localities and situations. In one case the bulky nest had been built close to the top of a large, isolated tree, and therefore could be easily sighted from a road a mile away. Another eyrie in the same district was difficult to see: right in the middle of a group of very large trees, sixteen meters high above a creek. Further north, in a muddy and well watered depression where huge Niaouli trees were growing (a special variety adapted to flooded ground), there was again a large eyrie twelve meters above the ground, that could not be seen until the tree itself had been reached; the owner of the nest was incubating. Three more eyries were found in the extreme north of the Island, among the intertidal flats of the Diahot Bay. Two of them had been placed only a few meters high on Gaiac trees growing on firm, dry ground; the third one, nearly invisible even at close quarters, was on a *Casuarina* tree close to the mangrove. Of great interest was another breeding place further north and far offshore, in the Belep Archipelago. There, although potential nesting sites were abundant everywhere on larger islands, the birds had chosen a rocky, scarcely wooded islet!

Only three of the occupied eyries could be reached. As was to be expected they were made of twigs and sticks (Less than three centimeters thick). The cups were fairly deep — (5—8 cm) — and lined with fresh leaves of Gaica or Niaouli, a type of construction that ist more like that of *Buteo* or *Accipiter* than that of *Milvus*, Kites' nests being rather flat plates, lined with rags and paper (I once found a banknote).

Two or three eggs make the normal clutch. The eggs are much more similar to those of *Milvus* sp. than to those of other raptors: *Hieraaetus pennatus* lays bluish eggs with very few tiny spots; *H. fasciatus* has white eggs with pale ochreous blotches; *Buteo* sp. also white eggs with darker spots. Only *Milvus* eggs are marked not only with spots but also with hair-like filaments: this is the pattern I found on most eggs of *Haliastur* found in New Caledonia and Australia (Britisch Museum collections).

According to my findings, the breeding season in New Caledonia extends from July to December.

In the Diahot basin I often saw *Haliastur sphenurus* perching for long periods on dead branches, silent, motionless, and watching. Herons, Egrets, Ducks and Gulls were fishing and roosting all around. After an hour or so, *Haliastur* would take wing, reach a height of twenty to thirty meters and begin circling at low speed, calling loudly.

At my first visit in New Caledonia, not being well acquainted with *Haliastur sphenurus* and still unaware of Dean Amadon's study of the morphology of this species (Amadon 1941), I could not imagine any sort of affinity between this bird and Kites. But as soon as I met with it in the Diahot districts I heard its "whinnying" (or "neighing"), strikingly similar to the one of *Milvus migrans*, with just a little more piercing sound. At once all resemblances became striking for me: diversity in habitats (dense forest being excluded); eclectism in food and nest sites; similarity in eggs; and above all similarity in the „quality" of the calls. I now feel convinced of the reality of a relationship — not a mere convergence — that should be investigated thoroughly, corroborating the resemblances in morphology put in evidence by D. Amadon.

Summary

Habitats, behaviour and ecological niches of New Caledonian raptors are described and compared in outline. *Falco peregrinus*, very rare, stands well apart; *Accipiter haplochrous* and *A. fasciatus* occupy different habitats, without overlap except at the limit between dense rainforest (*A. haplochrous*) and other woody regions. *Circus approximans*' niche is similar to that of *Circus* elsewhere. *Haliastur sphenurus* avoids dense forest and shows an interesting resemblance with *Milvus migrans*, as far as morphology (D. Amadon), ecology and behaviour are concerned.

Zusammenfassung

Habitate, Verhaltensweisen und ökologische Nischen neukaledonischer Greife werden beschrieben und kurz verglichen. Der seltene *Falco peregrinus* steht deutlich abseits; *Accipiter haplochrous* und *A. fasciatus* bewohnen verschiedene Habitate und treffen sich nur an der Grenze zwischen Regenwald und anderen Waldgebieten. die Nische von *Circus approximans* entspricht der in der Gattung üblichen. *Haliastur sphenurus* vermeidet dichten Wald und die Art weist eine interessante Ähnlichkeit zu *Milvus migrans* auf, soweit es die Morphologie (D. Amadon), Ökologie und das Verhalten betrifft.

References

Amadon, D. (1941): Notes on some Australian birds of prey. — Emu 40: 365—384.
Layard, E. L. & E. L. C. Layard (1878): Notes on the avifauna of New Caledonia. — Ibis 1878: 250—267.
— & — (1880): Notes on the avifauna of New Caledonia and the Loyalty Islands. — Ibis 1880: 336—339.
— & — (1882): Notes on the avifauna of New Caledonia. A catalogue of the birds of the Island (with remarks by the Rev. Canon Tristam). — Ibis 1882: 493—546.
Warner, D. W. (1947): The ornithology of New Caledonia and the Loyalty Islands. — Ph. D. Thesis, Cornell Univ., 229 pp.

Dr. R. de Naurois, 2 Allée des Daims, 91880 Brunoy, France.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 69—79	Bonn, Mai 1985

Verhaltensreaktion und Reproduktion adulter Molche, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela), nach Langstreckenverfrachtung

von

Dieter Glandt

Einleitung

Aus unterschiedlichen, zumeist wohl wirtschaftlichen Gründen werden Kleingewässer, die für Amphibien von existentieller Bedeutung sind, vernichtet, z. B. zugeschüttet. In diesem Zusammenhang wird seitens des praktischen Artenschutzes zunehmend die Methode der „Rettungsumsiedlung" diskutiert und vielfach bereits praktiziert. Neben der Umsetzung von Laich bzw. Larven wird auch die adulter Tiere praktiziert. Da hierbei in der Regel jedoch keine quantitative Erfolgskontrolle erfolgt, liegen über die Praktikabilität der Umsiedlung adulter Amphibien bislang erst ganz wenige hinreichend dokumentierte Erfahrungen vor, z. B. für adulte Kreuzkröten, *Bufo calamita*, (Heusser & Meisterhans 1969), Grasfrösche, *Rana temporaria*, (Heusser 1970) und vor allem Erdkröten, *Bufo bufo*, (Heusser 1969).

Über Umsiedlungen mit adulten Molchen der Gattung *Triturus* wurde zwar schon von Cummings (1912) berichtet, jedoch eingehender erst in jüngster Zeit. Blab (1978) und Dolmen (1981) stellten nach Kurzstreckenverfrachtungen (meist unter hundert Meter) fest, daß die Tiere früher oder später versuchten, ihr angestammtes Heimatgewässer zu erreichen.

Bei geringer Verfrachtungsdistanz ist das ausgeprägte Heimkehrvermögen adulter Molche nicht ausgeschaltet. Hinzu kommt, daß bei den bisher umfangreichsten und aussagefähigsten *Triturus*-Umsiedlungen (Blab 1978) die Tiere auf ihrer frühjährlichen Anwanderung zum Laichplatz abgefangen wurden. Auf Grund seiner Resultate empfiehlt Blab (1978) deshalb, Molche nur nach vorangegangenem mehrwöchigem Wasseraufenthalt im Heimatgewässer umzusiedeln.

Cummings (1912) führte mit *T. helveticus* Weitstreckenverfrachtungen durch, konnte aber die Verhaltensreaktion methodisch bedingt nur sehr grob angeben. Angaben über die Reproduktionsleistung umgesiedelter *Triturus*-Arten wurden von keinem der genannten Autoren gemacht.

Nachfolgend werden Ergebnisse eigener Umsiedlungsexperimente mit adulten Molchen vorgestellt, bei denen durch große Verfrachtungsdistanzen ein Heimkehrvermögen ausgeschlossen werden kann. Es werden die Verhaltensreaktion umgesiedelter Tiere (Ortsverhalten) und ihre Reproduktionsleistung quantifiziert. Außerdem wird getestet, welche Bedeutung der physiologischen „Vorgeschichte" der Tiere für das Resultat einer Umsiedlung zukommt.

Material und Methode

Umgesiedelt wurden adulte Individuen von Teichmolch (*Triturus vulgaris*), Bergmolch (*T. alpestris*) und Kammolch (*T. cristatus*). Es wurden zwei Experimente unter sehr verschiedenen Bedingungen durchgeführt. Im Jahre 1982 wurden 151 adulte Tiere (aufgeschlüsselte Daten siehe Tab. 1) innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne (16. April bis 7. Mai) aus verschiedenen Gewässern des Münsterlandes, und zwar mindestens aus 12 und maximal aus 43 km Entfernung entnommen und in einen Experimentierteich (Teich II) des Institutsgeländes eingesetzt. Auf Grund der späten Umsiedlungstermine und der Tatsache, daß Molche im Münsterland deutlich früher in die Laichgewässer einwandern (im Raum Münster normalerweise ab Anfang März, Glandt 1980a), kann angenommen werden, daß bei den meisten der 1982 umgesiedelten Molche der Umsiedlung einige Wochen Wasseraufenthalt im intakten Heimatgewässer vorausgegangen waren.

Im Jahre 1983 erhielten wir im Rahmen einer Rettungsaktion insgesamt 227 adulte Molche (aufgeschlüsselte Daten siehe Tab. 1). Das ursprüngliche, ca. 23 km vom Institut entfernt liegende Laichgewässer dieser Molche war im Winter 1982/83 durch den Eigentümer zugeschüttet worden. Um die an Land überwinterten Tiere umzusiedeln, wurde im Zentrum des ehemaligen Gewässers ein Kunststoffeimer bündig mit der Bodenoberfläche eingegraben, in dem stets etwas Regenwasser vorhanden war. Die ab Mitte März anwandernden Tiere wurden, soweit sie in den Eimer fielen, bei regelmäßigen Kontrollen in kurzen Zeitabständen (zumeist jeden zweiten Tag) entnommen und umgehend in Teiche der Instituts-Versuchsanlage (*T. vulgaris* und *T. alpestris* in Teich IV, *T. cristatus* in Teich II) eingesetzt. Im Gegensatz zu den Tieren des Experimentes 1982 war der Umsiedlung kein längerer Wasseraufenthalt im intakten Heimatgewässer vorangegangen.

Zu den adulten Kammolchen (12 ♂, 8 ♀), die im Rahmen der Rettungsumsiedlung 1983 in Teich II zugesetzt wurden, kamen noch 6 Adulti (4 ♂, 2 ♀) aus einem intakten, ca. 43 km vom Institutsgelände entfernt liegenden Gewässer nach vorangegangenem Wasseraufenthalt hinzu. Insgesamt wurden somit 16 ♂ und 10 ♀ von *T. cristatus* in Teich II zugesetzt (Tab. 1).

Mit Beginn der Einsetzungen (1982 ab Mitte April, 1983 ab Mitte März) wurden zwei Parameter ermittelt, die Verhaltensreaktion und die Reproduktionsleistung.

a) Verhaltensreaktion der adulten Tiere nach der Umsiedlung, und zwar speziell die Abwanderwilligkeit: Die Versuchsteiche sind von Abschrankungen umgeben (Abb. 1 und 2), wobei an deren Innenseite (teichwärts gelegen) Fallen angebracht sind, nämlich bündig mit der Bodenoberfläche eingegrabene Kunststoffeimer (ausführliche Darstellung der gesamten Versuchsanlage siehe Glandt 1983). Diese Fallen wurden im Schnitt jeden zweiten Tag geleert. Hineingefallene Adulti wurden in die Versuchsteiche zurückgesetzt; 1983 wurden Teich- und Bergmolch vor dem Zurücksetzen amputativ markiert (Entfernung je einer halben Phalange), die Kammolche auf Grund ihres ventralen Fleckenmusters individuell registriert (Methode siehe Glandt 1980b). Die Abwanderwilligkeit wurde als Anteil Fallentiere pro Kontrolltag in Prozent der bis dahin insgesamt eingesetzten Molche einer jeden Art berechnet. 1983 wurden diese Werte getrennt berechnet für die Tiere, die jeweils erstmalig in den Fallen gefangen wurden („Erstfunde") und für sämtliche Tierfunde pro Kontrolltag. Da zwischen beiden Parametern keine nennenswerten

Unterschiede resultierten und 1982 der zweite Parameter (sämtliche Tiere pro Kontrolltag) berechnet wurde, wurde in den Graphiken (Abb. 3 bis 5) auch für 1983 so verfahren.

b) Reproduktionsleistung: Von Sommer bis Herbst der Jahre 1982 und 1983 wurde die Anzahl der frisch metamorphosierten Tiere über die Fallenkontrollen ermittelt. Alle in die Fallen gefallenen Jungtiere (1982 und 1983) wurden beim erstmaligen Erfassen jeweils amputativ markiert (Entfernung einer Phalange). Die Summe aller Erstfunde je Jahr und Art bzw. Experiment wird als Maß für die Reproduktion genommen. Als Reproduktionsleistung wird die Anzahl Jungtiere pro adultem Weibchen (n/♀) definiert.

Die Experimentalgewässer

Die adulten Molche aller drei Arten des Experimentes 1982 wurden in den „Teich II" der Instituts-Freilandanlage gesetzt (Abb. 1). Dieser Teich hat einen vielgestaltigen Umriß. Seine Länge beträgt ca. 30 m, seine Breite ca. 20 m. Im Zentrum ist eine Insel von ca. 14 mal 8 m vorhanden. Der Wasserstand betrug bei Hochwasser maximal etwa einen Meter. Das Gewässer hat eine ausgedehnte Röhrichtregion und ist stark verkrautet (submerse Pflanzen der Arten *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Potamogeton berchtoldii* und Characeen).

Die adulten Teich- und Bergmolche des Experimentes 1983 wurden in den „Teich IV" der Instituts-Freilandanlage gesetzt (Abb. 2). Dieser Teich ist kleiner als Teich II, kreisrund und hat einen Durchmesser von ca. 8 m sowie eine maximale Wassertiefe von ca. 70 cm. Die Vegetation ist spärlicher entwickelt als in Teich II, sowohl was das Röhricht als auch die submerse Vegetation betrifft. Beide Teiche liegen voll sonnenexponiert.

Die adulten Kammolche des Experiments 1983 wurden wie 1982 in den Teich II gesetzt, da Kammolche i. a. größere Gewässer kleinen vorziehen (z. B. Cooke & Frazer 1976).

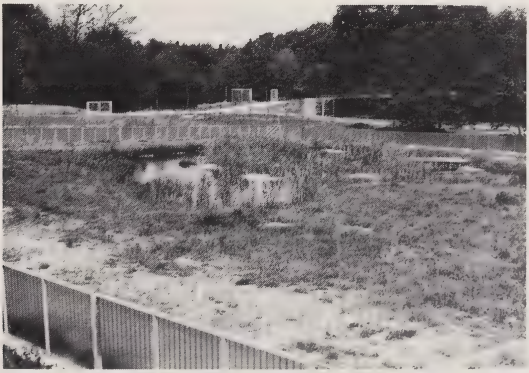


Abb. 1: Teich II der Instituts-Versuchsanlage.

Abb. 2: Teich IV der Instituts-Versuchsanlage.

Zur Wasserbeschaffenheit der beiden Versuchsteiche: Der pH-Wert lag in beiden Teichen in beiden Jahren zumeist zwischen 7 und 8. Auch bei den Wassertemperaturen waren praktisch keine Unterschiede zu ermitteln. Markante Unterschiede ergaben sich vor allem bei der elektrischen Leitfähigkeit (Maß für Ionensumme), speziell im Frühjahr/Frühsommer. Teich II hatte ganzjährig eine recht hohe Leitfähigkeit (etwa zwischen 250 und 400 μS/cm bei 20 ° C), Teich IV dagegen im Frühjahr niedrige (zwischen 100 und 200 μS/cm bei 20 ° C) und nur zum Herbst hin hohe Leitfähigkeit (etwa 300 bis 350 μS/cm bei 20 ° C). Dieser Unterschied ergab sich auch bei Betrachtung von Gesamt- und Karbonathärte, bei Chlorid und anderen Ionen, wodurch insgesamt dann die Unterschiede in der Leitfähigkeit resultierten.

Ergebnisse

Triturus vulgaris

Die 1982 umgesiedelten Teichmolche blieben weitgehend im Einsetzungsgewässer (Teich II); erst im Juni wurde nennenswerte Abwanderwilligkeit registriert (Abb. 3). Die Tiere pflanzten sich sehr gut fort (12,8 Jungtiere pro Weibchen, Tab. 1). Von den 63 eingesetzten Adulti konnten 1983 noch 20 wiedergefangen werden. Diese pflanzten sich auch 1983 gut fort (7 Jungtiere pro Weibchen, Tab. 1).

Die Teichmolche, die in Teich IV (1983) eingesetzt wurden, verhielten sich im wesentlichen ähnlich wie die Tiere des Experimentes 1982 (Abb. 3). Bis Mai wurde kaum Abwanderwilligkeit registriert; erst im Juni kam es (wie 1982) zu merklicher Abwanderwilligkeit, die gegenüber dem Vorjahr etwas erhöht war.

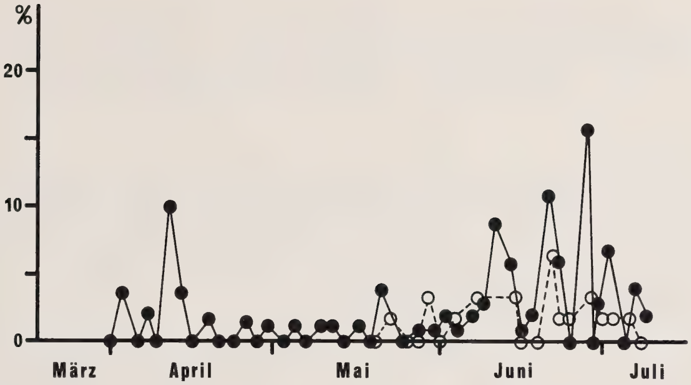


Abb. 3: Abwanderwilligkeit (Anzahl Fallenfänge in % der jeweils eingesetzten Tiere) adulter *Triturus vulgaris* nach erfolgter Umsiedlung (Näheres im Text). Kreise und gestrichelte Kurve: Experiment 1982; Punkte und durchgehende Kurve: Experiment 1983.

Tabelle 1: Anzahl umgesiedelter adulter Molche (*Triturus*), Jungtieraufkommen (n) und Reproduktionsleistung (n/♀) in den beiden Experimenten. Näheres im Text.

Teich II

Jahr	*T. vulgaris* ♂	♀	Junge n	n/♀	*T. alpestris* ♂	♀	Junge n	n/♀	*T. cristatus* ♂	♀	Junge n	n/♀
1982 (eingesetzt)	27	36	461	12,8	37	34	49	1,4	5	12	0	0
1983 (überlebende Adulti von 1982)	11	9	63	7,0	8	5	11	2,2	2	6	2	0,1
1983 (zugesetzt)									16	10		

Teich IV

Jahr	*T. vulgaris* ♂	♀	Junge n	n/♀	*T. alpestris* ♂	♀	Junge n	n/♀	
1983 (eingesetzt)	40	63	17	0,3	47	57	14	0,2	

Trotz der sehr ähnlichen Verhaltensreaktion war die Reproduktionsleistung in den beiden Experimenten sehr unterschiedlich, indem die Tiere des Versuches 1983 nur 0,3 Jungtiere pro Weibchen erzeugten (Tab. 1).

Triturus alpestris

Die 1982 in Teich II eingesetzten Bergmolche zeigten im Mai eine Abwanderwilligkeit, die gegenüber *T. vulgaris* deutlich erhöht war (Abb. 3 und 4). Auch die Reproduktionsleistung erbrachte sehr deutliche interspezifische Unterschiede, indem *T. alpestris* sich mit nur 1,4 Jungen pro Weibchen gegenüber *T. vulgaris* sehr viel schlechter fortpflanzte (Tab. 1).

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß sich diejenigen Adulti des Experimentes 1982, die bis 1983 in der Versuchsanlage überlebten (mindestens 13 von 71 Tieren) ebenso gut fortpflanzten wie 1982 (2,2 bzw. 1,4 Junge pro Weibchen, Tab. 1).

Die 1983 in einem zweiten Experiment umgesiedelten bzw. in Teich IV eingesetzten Bergmolche zeigten nach der (im Jahre 1983 früher begonnenen, vergl. Methoden-Kapitel) Umsiedlung ebenfalls ausgeprägte Abwanderwilligkeit (März bis Mai). Sie verhielten sich damit grob gesehen ähnlich wie die Bergmolche des Experimentes 1982 (Abb. 4). Trotz dieser ähnlichen Verhaltensreaktion war die Reproduktionsleistung in den beiden Experimenten sehr unterschiedlich (0,2 bzw. 1,4 Junge pro Weibchen, Tab. 1).

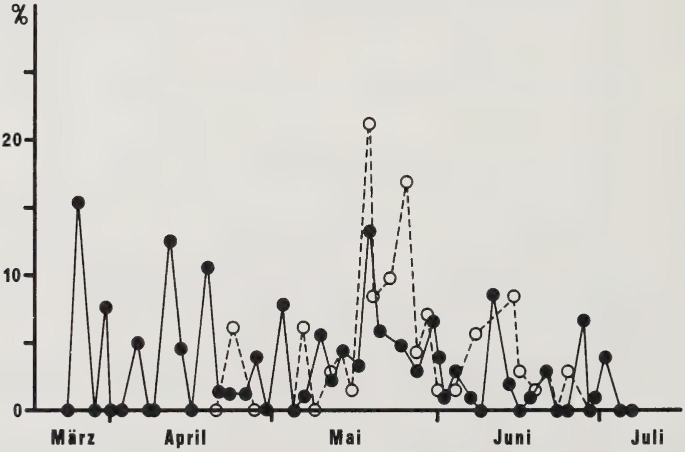


Abb. 4: Abwanderwilligkeit (Anzahl Fallenfänge in % der jeweils eingesetzten Tiere) adulter *Triturus alpestris* nach erfolgter Umsiedlung (Näheres im Text). Kreise und gestrichelte Kurve: Experiment 1982; Punkte und durchgehende Kurve: Experiment 1983.

Im interspezifischen Vergleich ist die Übereinstimmung der sehr geringen Reproduktion bei Teich- und Bergmolch im Experiment 1983 hervorzuheben (0,3 bzw. 0,2 Junge pro Weibchen, Tab. 1).

Triturus cristatus

Die umgesiedelten adulten Kammolche zeigten 1982 eine sehr hohe Abwanderwilligkeit (Spitzenwerte über 50 %, Abb. 5). Insofern ist verständlich, daß 1982 nicht ein einziges Jungtier in den Fallen erfaßt wurde (Tab. 1).

Von den 17 Kammolchen der Serie 1982 überlebten bis 1983 acht Tiere. Zu diesen Tieren wurden im Rahmen des Experimentes 1983 weitere 26 hinzugefügt (Begründung für dieses Vorgehen und Herkunft der Tiere siehe Methoden-Kapitel). 1983 befanden sich somit 34 Kammolche in Teich II, d. h. doppelt so viele wie 1982. Dennoch war die Reproduktionsleistung auch 1983 sehr gering (0,1 Junge pro Weibchen).

In der Darstellung der Abwanderwilligkeit (Abb. 5) sind für 1983 nur die neu zugesetzten Tiere berücksichtigt, um einen besseren Vergleich mit der Ortsreaktion der Versuchstiere von 1982 zu erhalten. Ein solcher Vergleich ergibt, daß die 1983 zugesetzten Kammolche eine wesentlich geringere Abwanderwilligkeit als die Tiere des Versuches 1982 zeigten. Im Vergleich zu den entsprechenden Ergebnissen bei den beiden anderen Arten, insbesondere bei *T. vulgaris* (Abb. 3), erwies sich die Verhaltensreaktion des Kammolches als äußerst variabel.

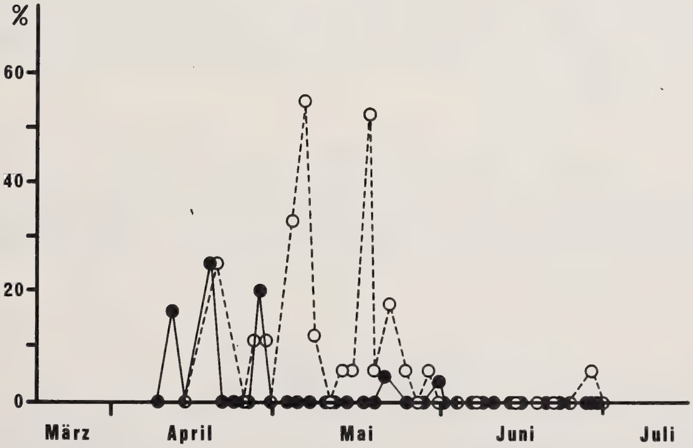


Abb. 5: Abwanderwilligkeit (Anzahl Fallenfänge in % der jeweils eingesetzten Tiere) adulter *Triturus cristatus* nach erfolgter Umsiedlung (Näheres im Text). Kreise und gestrichelte Kurve: Experiment 1982; Punkte und durchgehende Kurve: Experiment 1983.

Diskussion

Die Ergebnisse demonstrieren die große Komplexität der Verhaltens- und Fortpflanzungsphysiologie und damit letztlich auch Hormonphysiologie der getesteten Arten. In Verbindung mit den Resultaten anderer Autoren lassen sie den Schluß zu, daß die Verfrachtungsdistanz für das Ergebnis einer Umsiedlung von Bedeutung ist. Blab (1978) und Dolmen (1981) haben gezeigt, daß Molche — sofern ihnen dies räumlich möglich ist (Kurzstreckenverfrachtungen) — das angestammte Heimatgewässer und sogar die kleinräumige Heimatlokalität innerhalb eines Gewässers sehr schnell wieder aufsuchen. Molche (*Triturus*) zeichnen sich somit, wie auch Rafinski (1974) experimentell zeigt, durch eine hohe und sehr genaue Ortstreue aus. Versetzungen werden, wenn die Versetzungsdistanz gering (weniger als hundert Meter) ist, in hohem Maße durch „Heimkehren" kompensiert. Von daher sind Versetzungen über sehr weite Distanzen, bei denen die Möglichkeit zum Heimfinden ausgeschlossen werden kann, besonders aufschlußreich. Da bei Molchen als Hauptkomponente der Fernorientierung die geruchliche Orientierung angenommen wird (Grant et al. 1968 für *Taricha*, Hershey & Forester 1980 für *Notophthalmus*, beides mit *Triturus* nah verwandte Gattungen), darf die von mir gewählte Mindestverfrachtungsdistanz von 12 km ohne Zweifel als ausreichend für die Ausschaltung des Heimkehrvermögens betrachtet werden.

Um adulte Molche nach einer Umsiedlung auf einen neuen Laichplatz „fixieren" zu können, ist somit die Ausschaltung des Heimkehrvermögens eine notwendige Vorbedingung. Daß die Erfüllung dieser Bedingung aber nicht ausreicht, zeigen die von mir erhaltenen Daten (Abb. 3 bis 5, Tab. 1). Das Ergebnis einer Umsiedlung (Ortsverhalten und insbesondere Reproduktionsleistung) ist zum einen abhängig von der Artzugehörigkeit, zum anderen von der jeweiligen physiologischen Vorgeschichte bzw. dem zum Zeitpunkt der Umsiedlung erreichten physiologischen Status.

Der Kammolch reagierte in beiden Experimenten mit deutlicher (1983) bzw. sehr starker (1982) Abwanderwilligkeit und mit nahezu fehlender Reproduktion. Der Kammolch scheint somit, unabhängig davon, ob der Umsiedlung ein Wasseraufenthalt im Heimatgewässer vorausgeht oder nicht, eine besonders sensible Art zu sein, die generell Umsiedlungen schlecht akzeptiert.

Bei den beiden anderen Arten (*T. vulgaris*, *T. alpestris*) hingegen scheint ausschlaggebend, welche physiologische „Vorgeschichte" die Tiere beim Zeitpunkt der Verfrachtung haben. Längerer vorausgegangener Wasseraufenthalt (Experiment 1982) war gekoppelt mit guter Reproduktion nach der Versetzung; ohne diesen Wasseraufenthalt (Experiment 1983) kam es zu sehr geringer Reproduktion (Tab. 1). Offensichtlich war im ersten Fall die Reproduktion im Heimatgewässer bereits angelaufen oder stand kurz bevor; hormonphysiologisch war vermutlich bereits eine Umstimmung auf „Paarung und Fortpflanzung" erfolgt, so daß trotz Verfrachtung die Tiere nicht mehr physiologisch „zurück konnten". Anders bei den Tieren, die auf der Wanderung in die künstliche Situation des Sammeleimers gerieten. Die Masse dieser Tiere konnte offenbar keine Umstimmung auf „Paarung und Fortpflanzung" erfahren, so daß die beobachtete sehr geringe Reproduktion resultierte (Tab. 1). Diese Interpretation wird durch Stieve (1921) untermauert, der in Laborexperimenten eine hohe reproduktionsphysiologische Sensibilität weiblicher Molche in Abhängigkeit von den aktuellen Umweltbedingungen nachweisen konnte.

Neben den genannten Bedingungen dürften autökologische Faktoren von Bedeutung sein. In den von mir durchgeführten Experimenten wurde allerdings den autökologischen Ansprüchen der drei *Triturus*-Arten weitestgehend Rechnung getragen. So wurden die Kammolche beider Experimente nicht in den kleinen Teich IV, sondern in den großen Teich II gesetzt, da diese Art größere und etwas tiefere Gewässer bevorzugt, während die beiden anderen *Triturus*-Arten selbst in kleinsten Gewässern (*T. alpestris* sogar in wassergefüllten Wagenspuren) ablaichen (z. B. Feldmann 1968, Glandt 1982, Cooke & Frazer 1976). Was den Wasserchemismus der beiden Experimentierteiche betrifft, so liegen die gemessenen Parameter größenordnungsmäßig innerhalb der Wertespannen, wie sie aus Freilandgewässern bekannt sind (z. B. Keller & Gutsche 1979, Lammering 1979, Dolmen 1980).

Der wichtigste Unterschied der beiden Teiche ist neben der in den Experimenten berücksichtigten Größe die Menge der für die Eiablage zur Verfügung stehenden submersen Vegetation. Es ist deshalb möglich, daß die in Teich IV geringere Menge an submerser Vegetation zu einer Verstärkung des Reproduktionsunterschieds bei Berg- und Teichmolch in den beiden Experimenten 1982 und 1983 geführt hat. Für die Erklärung derart großer Reproduktionsunterschiede (Tab. 1) dürfte dieser Faktor jedoch kaum ins Gewicht fallen.

Dank

Für die sehr sorgfältige Mitarbeit bei der Ausführung des Experimentes 1983 danke ich Frau M.-T. Schäpers ganz herzlich. Herrn E. Meier (Nottuln) danke ich für die gute Zusammenarbeit bei der Rettungsumsiedlung sowie für verschiedene mündliche Auskünfte.

Zusammenfassung

Adulte Molche (*Triturus vulgaris*, *T. alpestris*, *T. cristatus*) wurden in zwei verschiedenen Experimenten über weite Strecken (mehr als 10 Kilometer) verfrachtet und in naturnahe Experimentierteiche eingesetzt. In einem Experiment (1982) war den Tieren mehrwöchiger Aufenthalt in ihrem Heimatgewässer möglich; im anderen Experiment (1983) hingegen wurden die Tiere unmittelbar bei Ankunft an ihrer Heimatlokalität abgefangen und umgehend verfrachtet.

Die Tiere des Versuches 1982 zeigten interspezifische Unterschiede in der Abwanderwilligkeit und der Reproduktionsleistung. *T. vulgaris* zeigte geringe Abwanderwilligkeit und hohe Reproduktionsleistung, *T. cristatus* hohe Abwanderwilligkeit und keine Reproduktion. *T. alpestris* verhielt sich intermediär. Die Adulti dieses Versuches, soweit sie 1983 noch lebten, zeigten im darauffolgenden Jahr eine sehr ähnliche Abstufung ihrer Reproduktionsleistung.

Die Tiere des Experimentes 1983 zeigten ein ähnliches Muster der Verhaltensreaktion (Abwanderwilligkeit) wie die Tiere des Versuches 1982. Lediglich der Kammolch verhielt sich unterschiedlich. Trotz der ähnlichen Verhaltensreaktion von Berg- und Teichmolch resultierten sehr unterschiedliche Reproduktionsleistungen. Ohne vorangegangenem Aufenthalt im Heimatgewässer pflanzten sich die Tiere nur sehr schlecht fort, nach vorangegangenem Aufenthalt im Heimatgewässer dagegen gut. Hauptursache hierfür schien der unterschiedliche physiologische Status der Tiere zum Zeitpunkt der Umsiedlung gewesen zu sein, vielleicht etwas verstärkt durch einige Unterschiede in den Umweltbedingungen der Experimentierteiche.

Summary

Behaviour response and reproduction of adult newts, genus *Triturus* (Amphibia, Urodela), after long distance displacement.

Adult newts (*Triturus vulgaris*, *T. alpestris*, *T. cristatus*) were displaced over long distances (more than ten kilometers) and introduced into two rather natural experimental ponds. In one experiment (1982) the specimens were allowed to stay in their home ponds for several weeks before displacement. In a second experiment (1983) the animals were displaced soon after reaching their home locality.

In the newts in the 1982 experiment interspecific differences concerning the amount of intention of leaving the new water and reproduction ability were found. *T. vulgaris* made a weak outward migration and high reproduction was measured. *T. cristatus* made a strong outward migration and no reproduction was measured. *T. alpestris* was found to be in the medium position between the former species. A similar result in reproduction ability was obtained in 1983 by those specimens who survived in the experimental enclosure until 1983.

In *T. vulgaris* and *T. alpestris* in the second experiment (1983) a pattern of outward migration similar to that in the first experiment was found. *T. cristatus*, however, had another migration pattern than the same species in the 1982 experiment. All *Triturus* species in the second experiment had a very low reproduction. The main cause of differences in reproduction ability of *T. vulgaris* and *T. alpestris* between the 1982 and 1983 experiment seemed to be the different physiological status at the moment of displacement, probably a little enhanced by some differences between environmental conditions in the two experimental ponds. *T. cristatus,* however, was the most sensible species and did not accept any displacement.

Literatur

Blab, J. (1978): Untersuchungen zu Ökologie, Raum-Zeit-Einbindung und Funktion von Amphibienpopulationen. — Schriftenr. Landschaftspfl. Naturschutz 18: 1—141.

Cooke, A.S. & J.F.D. Frazer (1976): Characteristics of newt breeding sites. — J. Zool. 178: 223—236.

Cummings, B.F. (1912): Distant orientation in Amphibia. — Proc. Zool. Soc. London 1912: 8—19.

Dolmen, D. (1980): Distribution and habitat of the Smooth newt, *Triturus vulgaris* (L.), and the Warty newt, *T. cristatus* (Laurenti), in Norway. — Proc. Euro. Herp. Symp. C.W.L.P. Oxford: 127—139.

— (1981): Local migration, rheotaxis, and philopatry by *Triturus vulgaris* within a locality in Central Norway. — Brit. J. Herp. 6: 151—158.

Feldmann, R. (1968): Bestandsaufnahmen an Laichgewässern der vier südwestfälischen Molch-Arten. — Dortmunder Beitr. Landeskde. 2: 21—30.

Glandt, D. (1980a): Populationsökologische Untersuchungen an einheimischen Molchen, Gattung *Triturus* (Amphibia, Urodela). — Dissertation Münster, 191 Seiten.

— (1980b): Naßkopierverfahren: eine preiswerte Schnellmethode zur Registrierung des ventralen Fleckenmusters bei *Triturus cristatus* (Amphibia: Caudata: Salamandridae). — Salamandra 16: 181—183.

— (1982): Abundanzmessungen an mitteleuropäischen *Triturus*-Populationen (Amphibia, Salamandridae). — Amphibia-Reptilia 3: 317—326.

— (1983): Die Amphibien-Freilandanlage zu Forschungs- und Zuchtzwecken des Biologischen Instituts Metelen. — Salamandra 19: 173—197.

Grant, D., O. Anderson & V. Twitty (1968): Homing orientation by olfaction in newts (*Taricha rivularis*). — Science 160: 1354—1356.

Hershey, J.L. & D.C. Forester (1980): Sensory orientation in *Notophthalmus v. viridescens* (Amphibia: Salamandridae). — Can. J. Zool. 58: 266—276.

Heusser, H. (1969): Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Das Orientierungsproblem. — Rev. Suisse Zool. 76: 443—518.

— (1970): Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher. — Salamandra 6: 80—87.

— & K. Meisterhans (1969): Zur Populationsdynamik der Kreuzkröte, *Bufo calamita* Laur. — Vjschr. Naturf. Ges. Zürich 114: 269—277.

Keller, P. & C. Gutsche (1979): Amphibien und ihre Lebensräume. — Dipl. Arbeit, Fachbereich 14 TU Berlin, 222 Seiten.

Lammering, L. (1979): Bestandsaufnahmen an Amphibien-Laichplätzen im Raum „Billerbecker Land" (Kreis Coesfeld). — Natur und Heimat 39: 33—42.

Rafinski, J.N. (1974): Studies on the genetic structure of the Alpine newt, *Triturus alpestris* (Laur.), populations. — Acta Biol. Cracov., (Ser. Zool.), 17: 51—68.

Stieve, H. (1921): Über den Einfluß der Umwelt auf die Eierstöcke der Tritonen. — W. Roux' Arch. Entwicklungsmechanik 49: 179—267.

Dr. Dieter Glandt, Biologisches Institut Metelen e.V.,
Samberg 65, D-4439 Metelen/Westfalen.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 81—94	Bonn, Mai 1985

Notes on the taxonomy, morphology and behavior of *Rhacodactylus chahoua* (Bavay) (Reptilia: Gekkonidae)

by

Aaron M. Bauer

Introduction

Rhacodactylus chahoua is one member of a genus of six large to very large (100—240 mm snout-vent length) diplodactyline geckos endemic to the French island territory of New Caledonia. Little is known of the biology of these animals. The dense vegetation and difficult terrain of their habitats have precluded most studies of behavior and ecology in the wild. Collection of most species is difficult and only two of the six taxa, *R. leachianus* and *R. auriculatus*, are well represented in museums. The description of *Rhacodactylus sarasinorum* by Roux (1913) represents the most recent taxonomic work dealing with the members of the genus. Subsequently, only Mertens (1964a, 1964b) and Meier (1979) have discussed *Rhacodactylus* at length. *Rhacodactylus chahoua* is only briefly mentioned in these papers, although Meier (1979) presented a brief history of the species along with an account of the capture of his specimens.

Historical Review

Arthur Bavay (1869) described *Platydactylus chahoua* from a single specimen presented to him during his visit to New Caledonia in the mid-1860's. The specimen was described in some detail and the locality cited as ”Kanala, Lifou”. Sauvage (1878), based solely on this published description, synonomized *Rhacodactylus trachyrhynchus* Bocage 1873 with *P. chahoua*. Boulenger (1879) initially accepted this taxonomic shuffling and added a species he had described, *Chameleonurus trachycepahalus* Boulenger 1878, to the synonomy. He later repented when he became aware that Sauvage had not examined the type specimes about which he had written. As a result, Boulenger (1883) resurrected *Rhacodactylus trachyrhynchus*, maintaining the precedence of the generic name first proposed by Fitzinger (1843) for a subgenus of *Hoplodactylus* to accomodate *Platydactylus leachianus* Cuvier. Also included in Boulenger's (1883) *Rhacodactylus* were the three additional species of New Caledonian giant forest geckos, *Correlophus ciliatus* Guichenot 1866, and the two forms named by Bavay (1869), *Platydactylus auriculatus* and *P. chahoua*. Boulenger (1883, 1885) reported the presence and number of pre-anal pores on the type specimen of *R. chahoua,* indicating that the animal was an adult male. The earlier description by Bavay (1869) had explicitly stated that there were no pores in the cloacal or femoral regions.

The site of disposition of this specimen is greatly confounded and subsequent workers have added to the confusion. Apparently Bavay and Boulenger were the only workers actually to view the holotype. Although Boulenger (1883) clearly indicated that he received the specimen on loan from Bavay, his later work (Boulenger, 1885) does not mention the origin of the animal. By convention, this omission of the name of the repository in the *Catalogue of Lizards* would indicate that the specimen examined was housed in the British Museum. Sauvage (1878) had previously confused the repository of the specimen, stating "l'unique exemplaire que possède le Muséum [Paris?] a été donné par le Musée des Colonies."

Roux was the next herpetologist to visit New Caledonia (1911—1912) and to search for *Rhacodactylus* (Roux, 1913; Sarasin, 1917). He reports (1913) that *R. chahoua* was not encountered during his tenure on the island. Roux was unable to locate the holotype in the collection of the Musée de l'Ecole de Médecine Navale in Brest, where Bavay claimed to have deposited his New Caledonian specimens (see Roux, 1913: p. 97). Subsequent attempts by Dr. Allen Greer (Australian Museum, Sidney) and by me have failed to locate any of Bavay's skink or gecko material. Thus the holotypes of both *Rhacodactylus chahoua* and *R. auriculatus* are assumed to have been lost sometime between 1883 and 1913.

Roux also noted that Bavay's locality for *R. chahoua* ("Kanala, Lifou") was in error. Kanala (Canala) is a village that lies on the east central coast of the main island of New Caledonia, while Lifou is the name of the largest of the Loyalty Islands, dependencies of New Caledonia lying approximately 100 km to the east. Since neither Roux nor any other previous workers had ever encoutered *Rhacodactylus* anywhere except on the "Grande Terre" or the much nearer Île des Pins (see Boulenger, 1878 for this doubtful record), Roux dismissed Bavay's designation of Lifou, retaining Canala as the probable type locality. Bavay, an aged man in 1913, wrote to Roux that the specimen had been presented to him but that he could not be sure whether or not Lifou was its actual origin.

Rhacodactylus chahoua next was mentioned by Mertens (1964a) who possessed a single specimen (Natur-Museum Senckenberg [SMF] 61779) from Coula, approximately 55 km NW of Canala, in the middle of the island. Since 1964, a number of additional specimens have been collected, primarily those captured by Meier and by me; an additional specimen collected in 1925 (and later identified as *R. chahoua)* is housed in the Naturhistorisches Museum, Basel (NHMB 9702). To my knowledge, the number of specimens in museum collections now stands at three adult males, two adult females, five hatchlings, and two eggs. In addition there are at least ten living specimens of *R. chahoua* in the collections of zoological parks and private terrarium keepers. Included among the adult museum specimens is a pair that I collected on 6 April, 1984 in the Vallée d'Amoa, near St. Thérèse, approximately 15 km NW of Poindimié on the northeast coast of New Caledonia. As the type specimen of the taxon is apparently lost, I take this opportunity to designate the male of the pair (California Academy of Sciences [CAS] 156692) as the neotype of *Rhacodactylus chahoua.*

Description of the Neotype

The specimen designated is largely in agreement with the holotype as described by Bavay (1869), and especially Boulenger (1883, 1885). Boulenger (1883) provided a diagnosis of the genus and a key to the species. The following is a summary of the scalation, coloration and mensural characters of the neotype (standard measurements follow Kluge, 1967):

Measurements (in mm): Snout-vent length (SVL) 145.4; Tail length (TL) 90.0 (regenerated); snout length (SL) 14.8; Orbital diameter (OD) 8.9; Eye to ear length (EEL) 12.1; Head length (HL) 45.0; Head width (HW) 28.0; Axilla to groin length (AGL) 63.4; Fore limb length (FLL) 42.8; Fourth finger length (FFL) 11.9 (8.6 from rim of web to claw base); Hind limb length (HLL) 57.4; Fourth toe length (FTL) 15.5 (10.4 from rim of web to claw base); live weight 64.1 g.

Scalation: Rostral septagonal, 2.25 times wider than deep, rostral crease absent, nostril surrounded by seven nasals, first supralabial and rostral; supralabials 13(Right), 14(Left); interorbitals 20; 25 short supraciliaries; mental 1.25 times wider than deep; infralabials 13(Left), 14(Right); dorsals small, granular; ventrals flat non-imbricating, enlarged in inguinal region; digits broad, with denticulate margins, strongly webbed (less so between digits four and five); claw of digit one bordered laterally by a single expanded apical plate; fore foot lamellae 12:16:19:21:18, hind foot lamellae 13:16:22:22:19, lamellae broad and shallow, curving slightly distally at margins; caudal scales (regenerated) large, squarish, arrayed in regular whorls; terminal six rows of subcaudal scales irregular (regenerated subcaudal lamellar pad); preanal pores 121 total in four rows, 13:21:22:7 (Left), 12:20:21:5 (Right) anterior to posterior, two rows of interpore scales; cloacal spurs 4—6 scales, rounded, enlarged antero-dorsally.

The specimen was fixed in 10 % neutral buffered formalin and is stored in 75 % ethyl alcohol. Heart, liver, and intestinal tissue were removed from the freshly killed animal and are stored at —76 °C in the frozen tissue collection of the Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley.

Coloration in life (see figure 1): A complex mottling of chestnut brown and grey-green, with an incomplete reticulate network of chocolate brown over most of the dorsal surface; white flecks bordering reticulations in some areas, particularly on limbs; an irregular greenish patch resembling lichen on nape and shoulders; a series of eight thick sets of alternating cream and brown bands between axilla and groin at ventro-lateral margin of dorsal surface; dorsal and lateral surface of head predominantly green; labials white with chocolate brown markings; eye golden-brown, circumocular scales in alternating series of brown and white; tongue and interior of mouth bright red; tail striated brown with white, alternating in predominance forming an irregular banded pattern; venter cream, greenish at the level of the limb girdles, blending to pale orange at the level of the preanal pores, pale green from cloaca posteriorly; most of venter speckled with single scales or small groups of scales with brown or black pigment, yielding a faded pattern of thin cross-bars; chin scales mottled as are labials; peritoneum unpigmented.

Coloration in alcohol: Pattern as above but faded to grey with hints of chestnut; eyes cloudy grey; tongue pale pink, inside of mouth peach; tail as in life; venter grey to off-white.

Remarks on Morphology and Variation

None of the adult museum specimes of *Rhacodactylus chahoua* possesses an undamaged original tail. The first two specimens found were completely tailless, bearing only a tiny stub posterior to the cloacal bulge. All specimens collected subsequently bear regenerated tails varying from 48 to 86 % of SVL. All hatchlings possess complete, original tails ranging from 65 to 95 % of SVL and are slender and tapering (see figure 2), in contrast to the short, stout tail of *R. leachianus*. The terminal subcaudal region in juveniles bears a series of modified scales much like those reported by Mertens (1964b) for *R. leachianus*. These are unlike the lamellate subcaudals of species of the only other genera to be examined, the gekkonines *Lygodactylus* (Tornier, 1899; Loveridge, 1947; Mertens, 1964b; Kästle, 1964; Vitt and Ballinger, 1982), *Phelsuma* (Mertens, 1964b), *Phyllodactylus* (Boulenger, 1878; Eijsden, 1962, 1983) and *Urocotyledon* (Kluge, 1983).

The tail stub seen in some adults appears to be the result of an injury proximal to the first autotomy plane, which in this species lies in the sixth caudal vertebra. Radiographs of adult specimens revealed that all tailless individuals had sustained injury to the fifth caudal vertebra, the last of the pygal series. Tail breaks at this level are rare among lizards possessing autotomic septa in the post-pygal series but characterize three of the five adult *R. chahoua* in museum collections, as well as the lost holotype. Unlike *R. leachianus*, *R. chahoua* does not have an enlarged collar around the proximal fourth of the tail. The juvenile specimens, however, do display a circumferential fold of skin at the level of the first autotomic vertebra, similar to that seen in *R. trachyrhynchus* and *Bavayia cyclura*

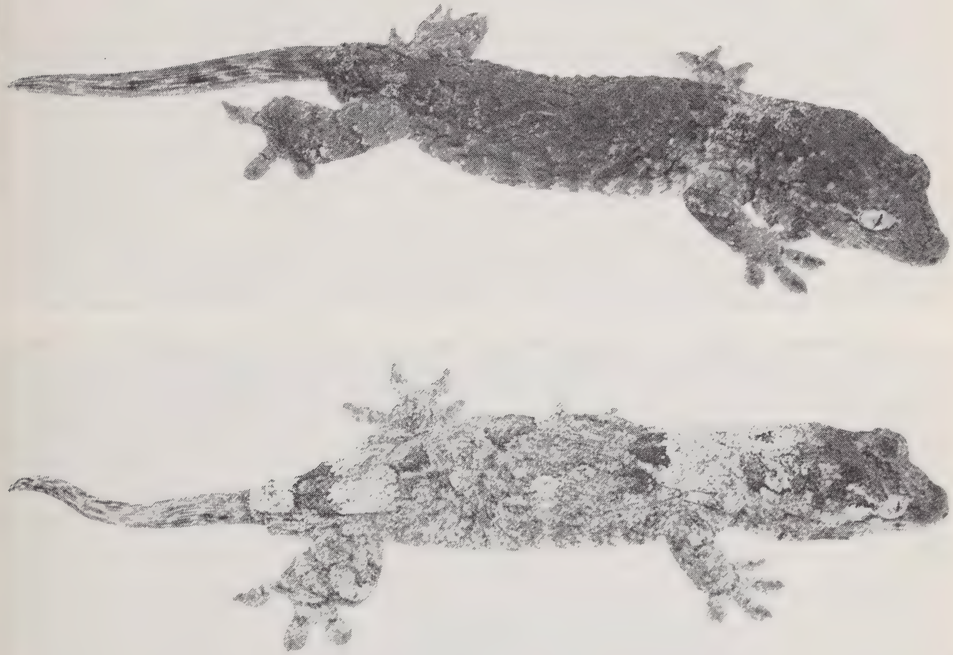


Fig. 1: *Rhacodactylus chahoua* (top) ♂, CAS 156692, Neotype; (bottom) ♀, CAS 156691, from Vallée d'Amoa, New Caledonia. Photos to same scale. — Photos: Sci. Photog. Lab., Univ. Calif., Berkeley.

(Meier, 1979). The significance of this structure remains unknown, although its topographic relationship to the first post-pygal vertebra suggests a function in autotomy.

In juveniles the tail is conspicuously lighter in color than the rest of the dorsum, being cream-colored with very few dark marks. Such a disruptive pattern may function in crypsis, or it may direct the attention of attackers to the expendable tail, allowing escape of the individual.

Although the regenerated tails of adults have limited mobility, those animals that I observed alive frequently wrapped the terminus of the appendage around branches for added support, especially when climbing between perches or when an attempt was made to remove them from the perch. Boulenger's (1883) assumption that tail prehensility was a characteristic of the genus thus appears to be valid for all the included taxa.

Like *R. leachianus*, *R. chahoua* is characterized by loose folds of skin along the body margins and prominent interdigital webbing. In adults folds extend from the anterior fourth of the mandible, along the neck, anterior and posterior faces of the fore limb, flanks and both faces of the hind limb from the mid-thigh to ankle. Although variable, these folds are weakly developed in the smallest hatchlings. The single pre-hatchling shows folds on the hind limbs and weak development of skin along the flanks. The neck and throat folds seem to be the last to develop, being absent until shortly after hatching. Russell (1979) regarded the evolutionary origin of body folds in another subfamily of geckos, the Gekkoninae, as being related primarily to fat storage, with such structures being preadapted for alternative functions in crypsis and parachuting. The body folds of *Rhacodactylus* house bands of adipose tissue, and thus are consistent with Russell's hypothesis. Although a secondary role in gliding may be ruled out due to the great bulk of all members of this genus, a cryptic function for skin folds may exist. It is also possible that an alternative secondary role for folds has developed in the genus *Rhacodactylus*, that of a support mechanism for the animals as they climb. In captivity, both *R. chahoua* and *R. leachianus* have been observed to flatten the folds against vertical surfaces, thereby increasing the amount of surface area contact and, hence, friction.

Another striking difference between adults and juveniles can be seen in color patterns of other parts of the body. Juveniles possess a better defined pattern of squarish dark markings along the mid-dorsal line. Their snouts and frontal regions are cream-colored and a large, dark, posteriorly-pointing triangle is located at the caudal margin of the orbit and extends to the occiput. The pattern of alternating brown and white quadrants in the circumocular scales is also better defined in the young, as is the pattern of thin cross-bars on the venter.

The nape/shoulder patch seen in adults is less prominent or absent altogether in the hatchlings. The patch apparently is of use in crypsis, bearing a remarkable resemblance to the patches of lichen common on most tree trunks and logs in the environment of *Rhacodactylus chahoua*. In contrast, however, the pattern of the young may imitate the dappled browns and greens which occur among the tree branches. Although almost nothing is known of the natural history of these animals, it is suggested that ontogenetic color change may be correlated with some type of microhabitat shift (Gorman, 1977). Henkel (1981) reported that a two year old *R. chahoua* with a total length of 190 mm still retained the juvenile color pattern.

The most obvious sexual difference between the male and female of the Vallée d'Amoa pair of *Rhacodactylus chahoua* is in color (see figure 1). The male is predominantly brown while the female is mostly green. A similar sexual distinction is present in a group of three captive animals (1 female, 2 males) (Harald Meier, pers. comm.). Unfortunately, because color fades to grey in alcohol, museum specimens are not useful for evaluating possible sexual dichromatism.

A morphometric difference in relative head size can also be detected between the male and female of the Vallée d'Amoa pair. Both have the same SVL (145 mm) yet the head of the male is 7 % longer and 13 % wider (see figure 3). Although analysis is hindered by the small sample size, this trait seems to be shared by all five of the adult animals examined.

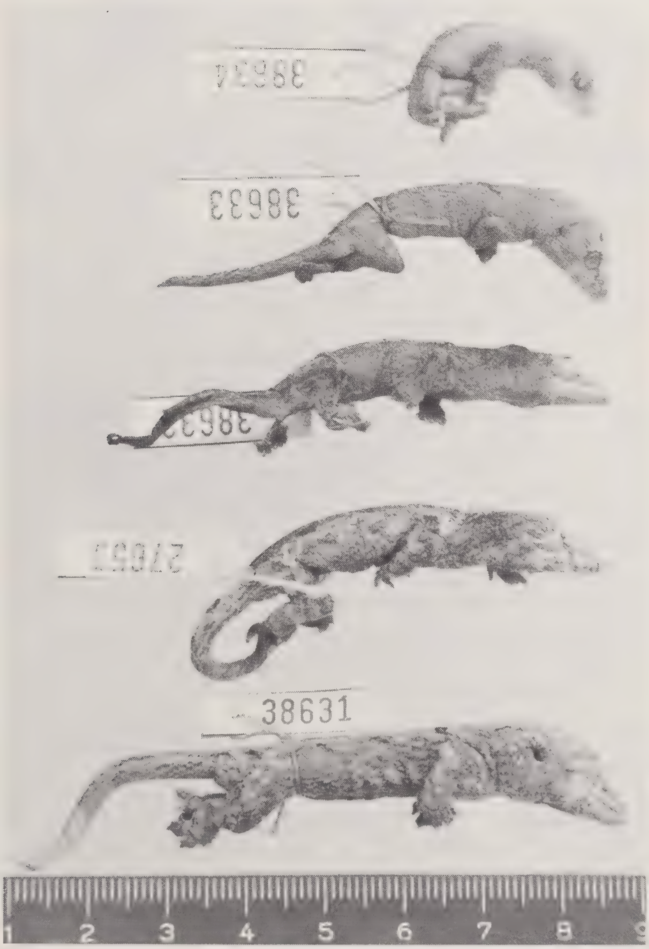


Fig. 2: *R. chahoua*, hatchlings (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig numbers). Note circumocular color pattern, general body coloration, and length and shape of original tails. — Photo: Mus. Koenig (E. Schmitz).

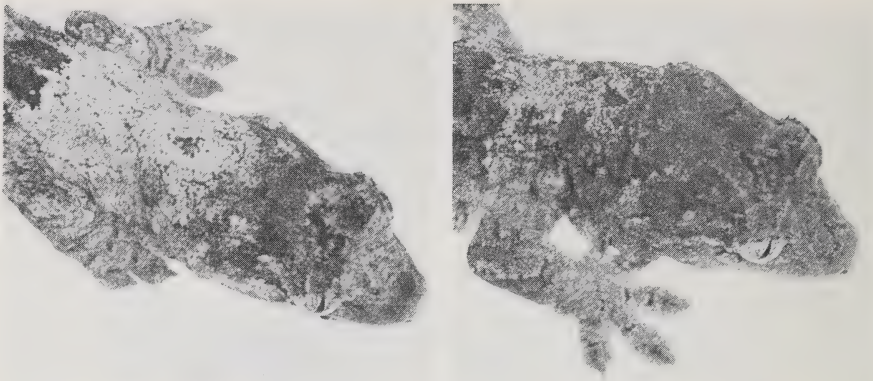


Fig. 3: *R. chahoua* (right) Head of CAS 156692 (male), (left) Head of CAS 156691 (female). Photos to same scale. Note the broader dimensions of the male. Also see denticulate toe borders and the lichen-like nape patches. — Photos: Sci. Photog. Lab., Univ. Calif., Berkeley.

Distribution

The following localities have been given for specimens of *Rhacodactylus chahoua*: "Kanala, Lifou", "La Foa", "Mt. Mou", "Coula, zwischen Houaïlou und Bourail", and "Vallée d'Amoa, near St. Thérèse" (see figure 4). If we accept Roux's conclusion regarding the type locality, all localities lie in the central or south-central region of New Caledonia, and all lie on, or very near, large rivers. Few additional generalities can be drawn. These areas receive between 1220 mm (La Foa) and 2687 mm (Vallée d'Amoa) of rainfall annually (O.R.S.T.O.M., 1981), encompassing almost the entire range of pluviometric variability of the territory. Temperatures are similar throughout the island at any given elevation, averaging 23 ° C ± 1 ° C at all localities. Yearly highs and lows similarly vary by about 10 ° C except at Vallée d'Amoa (based on data from nearby Poindimié) where average yearly variation is between 17 ° C and 28 ° C (O.R.S.T.O.M., 1981). The significance of elevation is difficult to assess as exact figures are not available for most of the localities. All localities except La Foa are characterized by low to middle elevation humid forest or forest/savanna mosaic vegetation. In contrast, La Foa is characterized by xeric woody forest/savanna mosaic. Clearly, the varied nature of the few localities where *R. chahoua* has been collected do not permit a detailed analysis of environmental correlates of distribution. It appears that *Rhacodactylus chahoua*, like some of its better known congeners, may be quite widespread on the island of New Caledonia. Temperature almost certainly places no barriers on the two-dimensional distribution of the species.

Elevation may or may not be an important factor in the current distribution of the species. *Rhacodactylus* has never been reliably reported from localities above 1000 meters in elevation. This may be due to lower temperatures, changes in biotic communities, or simply the fact that few scientists have explored the more inaccessible higher elevations of the island. An environmental element that certainly plays a role in the distribution of these forms is human destruction of habitat. Areas cleared of native vegetation for building or agriculture are incapable of supporting *R. chahoua* or other forest dwelling geckos.

The absence of the genus *Rhacodactylus* from Lifou and the other Loyalty Islands, Maré and Ouvea, may be explained by the more recent origin of these areas. The Loyaltys are low lying, coralline islands of Quaternary age (O.R.S.T.O.M., 1981). It is probable that *Rhacodactylus* had already evolved as specialized forest dwellers and would thus be unlikely to be successful colonizers of the outer islands. Although Lifou still supports a great deal of forest land, it lacks rivers or other permanent sources of water, thus differing from the mainland localities where *R. chahoua* has been found.

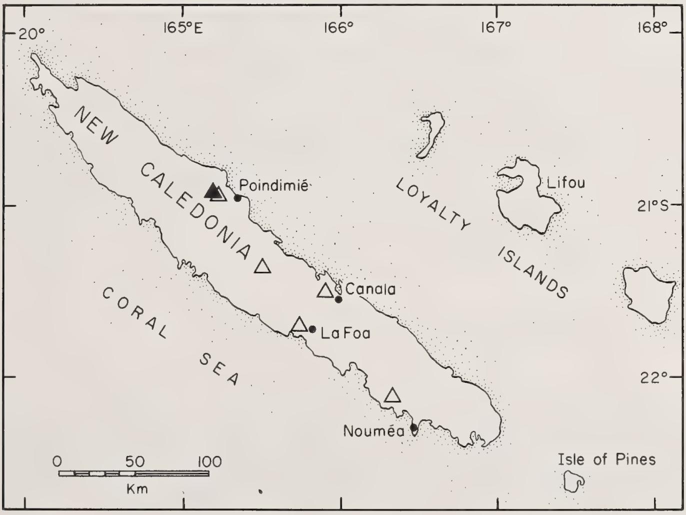


Fig. 4: Localities where *R. chahoua* has been collected (open triangles); locality of neotype (closed triangle).

Feeding

Mertens (1964a) reported that captive *R. leachianus* fed on bananas as well as baby mice. Captive *R. chahoua* have been known to accept a variety of insects and fruits (Henkel, 1981). The only known record of the natural diet of any species of *Rhacodactylus* is provided by Roux (1913), who found the remains of the meliphagid bird *Glyciphila* (= *Lichmera*) *incana* in the stomach of a *R. leachianus*. The few people in New Caledonia whom I encountered keeping the giant forest geckos as pets fed their charges exclusively on diets of papaya and banana, reporting that citrus fruits were rejected. *Rhacodactylus chahoua* is probably omnivorous in the wild, with insects and smaller vertebrates being taken in addition to fruits. Such diets are known for the closely related New Zealand species *Hoplodactylus maculatus* (Whitaker, 1982) and for the gekkonine *Phelsuma guentheri* (Vinson, 1949). It is possible that *R. chahoua* also consumes nectar as do *Hoplodactylus duvauceli* (Whitaker, 1968) and *Phyllodactylus guentheri* (Cogger et al., 1983).

The two specimens of *Rhacodactylus chahoua* that I kept alive in Berkeley, California, for approximately two and one half months readily accepted bananas and crickets. When presented with bananas, the animals would first lick the fruit as many as twenty times, extending the tongue forward and curving the tip ventrally and the lateral margins medially to form a shallow depression. Eventually the animals would approach the item with the lateral surface of the snout and quickly bite down on the fruit, occasionally taking pieces as large as two thirds the size of the animal's head. Henkel (1981) also reported both licking and biting of bananas by captive *R. chahoua*. The fruit then would be swallowed after being repositioned inertially by rapid lateral movement of the head. Small pieces of banana placed just out of reach of the animal's jaws would be lifted and brought to the mouth by the cupped tongue. Crickets were taken by a rapid snap of the jaws after a short lunge, with no apparent use of the tongue during prey prehension.

Courtship and Reproduction

On two occasions the captive pair of *R. chahoua* engaged in what I have interpreted as pre-mating behavior. No copulations were observed. Courtship has previously been reported for only a few species of geckos, among them members of the genera *Phelsuma* (Kästle, 1964), *Lygodactylus* (Kästle, 1964; Greer, 1967), and *Hemidactylus* (Mahendra, 1936), all gekkonines, the eublepharine *Coleonyx* (Greenberg, 1943), and the diplodactyline, *Hoplodactylus pacificus* (Rieppel, 1976) (= *H. maculatus*, sensu Robb & Rowlands, 1977). Few features of the courtship ritual are common to all of the species examined, although aspects of copulation, such as the male biting the shoulders or nape of the female are shared and indeed may be regarded as homologous actions at the level of all squamates.

Not surprisingly, the greatest similarities with courtship in *Rhacodactylus chahoua* are shared with *Hoplodactylus maculatus*, to which it is closely related

(Kluge, 1967; Russell, 1972). The scenarios observed in *Rhacodactylus chahoua* consisted of a series of actions as follows (terminology after Carpenter and Ferguson, 1977): 1) male on branch slowly approaches female from rear, straddling female's tail; 2) male places chin over base of female's tail, turns head jerkily from side to side three to six times (jaw rub); 3) male nudges and licks female's tail base and vent; 4) male nips dorsal surface of female's tail base. In both instances observed, the female responded by remaining stationary until licked, at which point she moved forward slightly. Upon being bitten, however, she quickly pulled out from underneath the male and walked farther up the branch upon which both had been perched.

Rhacodactylus chahoua shares with *H. maculatus* two features of the courtship ritual, the approach of the male to the female from the rear and the frequent licking of the vent and tail base by the male. Both species demonstrate head jerking, although in *H. maculatus* the head was moved vertically, whereas in *Rhacodactylus*, the head was moved stiffly from side to side, much in the same manner as the chin-rubbing seen in the courtship routine of plethodontid salamanders (see Arnold, 1976).

The ovaries of the female contained two partially-yolked eggs, one per ovary, each 11. 1 mm in diameter. At least three size classes of developing follicles were present in the ovaries, with the smallest class outnumbering the largest by an order of magnitude. The inner walls of the posterior portions of the oviducts (anterior portions damaged in removal of tissues for frozen collection) were found to be greatly convoluted. The size of the two eggs (SMF 61780—61781) actually laid by a *Rhacodactylus chahoua* was 28 x 15 mm. This is in agreement with the size range presented by Henkel (1981). Meier (pers. comm.) gives the size of an additional pair of eggs as 30 and 31 mm (long axis), with respective weights of 4.0 and 4.6 g, and he further states that the period of incubation for these eggs was at least 78 days. Henkel (1981) reported that *R. chahoua* eggs at 27 ° C hatched after 85 days and added that the females are capable of producing a clutch every two to two and a half months.

Like most diplodactylines, *R. chahoua* lays two leathery-shelled eggs in each clutch. Its congener *R. trachyrhynchus* is ovoviviparous (Bartmann and Minuth, 1979). The reproductive mode in all of the other taxa in the genus appears to be oviparity. The condition of ovoviviparity occurs elsewhere among gekkonids only in the New Zealand genera *Hoplodactylus*, *Naultinus*, and *Heteropholis*. The evaluation of the evolution of varied reproductive modes in *Rhacodactylus* awaits a systematic revision of this entire group of geckos.

Acknowledgements

I would like to thank the following curators for permission to examine, borrow, and in some cases dissect material in their care: Dr. Wolfgang Böhme (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn), Dr. Eugen Kramer (Naturhistorisches Museum, Basel), Dr. Konrad Klemmer (Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt) and Dr. Robert Drewes (California Academy of Sciences, San Francisco). Harald Meier (Hamburg) provided useful information regarding his experiences with *Rhacodactylus chahoua* and other New Caledonian geckos. The manuscript benefitted from the comments of Dr. Marvalee H. Wake, Dr. Anthony P. Russell, Kevin de Queiroz, John Carothers, and Kurt Schwenk. M. Rémy le Goff (Société Le Nickel, Nouméa), Dr. Luc Brun and M. Claude Marcillaud (O.R.S.T.O.M., Nouméa), and M. Alain Renevier (Poindimié) offered me their hospitality during my stay in New Caledonia. Permits were provided by M.J. Douheret of the Service des Eaux et Forêts. The map was prepared by Gene Christman. Photographs of *Rhacodactylus chahoua* were taken by the Scientific Photography Laboratory, University of California, Berkeley and by E. Schmitz (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn). This research was supported by the National Academy of Sciences (U.S.A.) Marsh Fund, The Museum of Vertebrate Zoology and the Department of Zoology, University of California and the Herpetology Department, California Academy of Sciences.

Summary

An account is presented of the biology of *Rhacodactylus chahoua*, a rarely-encountered New Caledonian giant forest gecko. The male of a pair from the Vallée d'Amoa is designated as the neotype of the taxon. Sexual dimorphism and dichromatism appear to occur in the species and there is a pronounced ontogenetic shift in color pattern. The undamaged tails of hatchlings exhibit specialized subcaudal scales similar to those previously noted in *R. leachianus*. Taillessness in adults is the result of trauma to the last pygal vertebra. Although uncommon, *R. chahoua* is widely distributed in several habitat types in New Caledonia. Captive specimens feed on both insects and fruit. Courtship behavior in the species is similar to that of *Hoplodactylus maculatus*.

Zusammenfassung

Ein Abriß der Biologie von *Rhacodactylus chahoua*, einem selten gefundenen neukaledonischen Riesen-Waldgecko, wird gegeben. Das Männchen eines Paares aus dem Vallée d'Amoa wird als Neotypus des Taxons designiert. Es scheint bei dieser Art Sexualdimorphismus und -dichromatismus aufzutreten. Die unbeschädigten Schwänze von Schlüpflingen tragen spezialisierte Subcaudalschuppen, die den bereits bekannten von *R. leachianus* ähneln. Schwanzlosigkeit bei adulten Exemplaren resultiert aus Beschädigungen des letzten Pygalwirbels. Obwohl nirgends häufig, ist *R. chahoua* doch in verschiedenen Habitattypen weit auf Neukaledonien verbreitet. Gefangene Exemplare ließen sich sowohl mit Insekten als auch mit Früchten ernähren. Das Vorpaarungsverhalten dieser Art ähnelt dem von *Hoplodactylus maculatus*.

Literature Cited

Arnold, S.J. (1976): Sexual behavior, sexual interference and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *Ambystoma tigrinum* and *Plethodon jordani*. — Z. Tierpsychol. 42: 247—300.

Bartmann, W. & E. Minuth. (1979): Ein lebendgebärender Gecko, *Rhacodactylus trachyrhynchus* Bocage 1873, aus Neukaledonien. — Salamandra 15: 58—60.

Bavay, A. (1869): Catalogue des reptiles de la Nouvelle-Calédonie et description d'espèces nouvelles. — Mém Soc. Linn. Normandie XV: 1—37.

Bocage, J.V. Barboza du (1873): Note sur quelques geckotiens nouveaux ou peu connus de la Nouvelle Calédonie. — Jorn. Sci. Mat. Phys. e Nat. 4: 201—207.

Boulenger, G.A. (1878): Description d'un genre nouveau et d'une espèce nouvelle de la famille des geckotides. — Bull. Soc. Zool. France 3: 68—70.

— (1879): Sur l'identite spécifique de *Chameleonurus trachycephalus* et *Platydactylus chahoua*. — Bull. Soc. Zool. France 4: 141—142.

— (1883): On the geckos of New Caledonia. — Proc. zool. Soc. Lond. 1883: 116—131.

— (1885): Catalogue of Lizards in the British Museum (Natural History), 2nd ed., vol.1. — London.

Carpenter, C.C. & G.W. Ferguson. (1977): Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. — In: Gans, C. and D.W. Tinkle (eds.): Biology of the Reptilia, vol. 7: 335—554. — Academic Press, New York.

Cogger, H., R. Sadlier & E. Cameron. (1983): The terrestrial reptiles of Australia's island territories. — Austral. Nat. Parks and Wildlife Serv., Spec. Pub. no. 11: 1—80.

Eijsden, E.H.T. v. (1962): Een grijpstaartgecko. — Lacerta 20: 30—31.

— (1983): Der haftfähige Greifschwanz des Europäischen Blattfinger-Geckos *Phyllodactylus europaeus* (Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 19: 1—10.

Fitzinger, L. (1843): Systema Reptilium, I. Amblyglossae. — Wien.

Gorman, G.C. (1977): Comments on ontogenetic color change in *Anolis cuvieri* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). — J. Herpetol. 11: 221.

Greenberg, B. (1943): Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus*. — Physiol. Zool. 16: 110—122.

Greer, A. (1967): The ecology and behavior of two sympatric *Lygodactylus* geckos. — Breviora, no. 268: 1—19.

Guichenot, A. (1866): Notice sur un nouveau genre de sauriens de la famille des geckotiens. — Mém. Soc. Imp. Sci. Nat. Cherbourg 12: 248—252.

Henkel, F.W. (1981): Pflege und Nachzucht von *Rhacodactylus chahoua*. — Aquar. Terrar. Z. (DATZ), 34: 68—70.

Kästle, W. (1964): Verhaltensstudien an Taggeckonen der Gattungen *Lygodactylus* und *Phelsuma*. — Z. Tierpsychol. 21: 486—507.

Kluge, A.G. (1967): Systematics, phylogeny and zoogeography of the lizard genus *Diplodactylus* Gray (Gekkonidae). — Austral. J. Zool. 15: 1007—1108.

— (1983): Cladistic relationships among gekkonid lizards. — Copeia 1983: 465—475.

Loveridge, A. (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. Comp. Zool. 98: 1—469.

Mahendra, B.C. (1936): Contributions to the bionomics, anatomy, reproduction, and development of the Indian house-gecko, *Hemidactylus flaviviridis* Rüppel. Part I. — Proc. Ind. Acad. Sci. 4: 250—281.

Meier, H. (1979): Herpetologische Beobachtungen auf Neukaledonien. Salamandra 15: 113—139.

Mertens, R. (1964a): Neukaledonische Riesengeckos (*Rhacodactylus*). — Der Zool. Garten, Leipzig, N.F. 29: 49—57.

— (1964b): Der Eidechsenschwanz als Haftorgan. — Senckenbergiana biol. 45: 117—122.

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (1981): Atlas de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances. — Paris (Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer).

Rieppel, O. (1976): Ein Beispiel der Ritualisation. Das Paarungsverhalten von *Hoplodactylus pacificus* Gray. — Aquar. Terrar. 23: 130—135.

Robb, J. & R.P.V. Rowlands. (1977): Reinstatement of *Hoplodactylus maculatus* (Boulenger) with redescription of *H. pacificus* (Gray) (Reptilia: Squamata: Gekkonidae). — Rec. Auckland Mus. 14: 133—142.

Roux, J. (1913): Les reptiles de la Nouvelle-Calédonie et des Îles Loyalty. — In: Sarasin, F. & J. Roux (eds.): Nova Caledonia, A. Zoologie, vol.I, L.II, C.W. Kreidel's Verlag, Wiesbaden.

Russell, A.P. (1972): The foot of gekkonid lizards: a study in comparative and functional anatomy. — Unpubl. Ph.D. Thesis, University of London, England.

— (1979): The origin of parachuting locomotion in gekkonid lizards (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. J. Linn. Soc., Lond. 65: 233—249.

Sarasin, F. (1917): Neu Caledonien und die Loyalty-Inseln, Reise-Erinnerungen eines Naturforschers. — Georg & Co., Basel.

Sauvage, H.E. (1878): Notes sur les geckotiens de la Nouvelle-Calédonie. — Bull. Soc. Philom. Paris 7: 63—73.

Tornier, G. (1899): Eidechsenschwanz mit Saugscheibe. — Biol. Centralbl. 19: 549—552.

Vinson, J. (1949): L'Île Ronde et l'Île aux Serpents. — Proc. Roy. Soc. Arts and Sci. Mauritius 1: 32—56.

Vitt, L.J. & R.E. Ballinger (1982): The adaptive significance of a complex caudal adaptation in the tropical gekkonid lizard *Lygodactylus klugei*. — Can. J. Zool. 60: 2582—2587.

Whitaker, A.H. (1968): The lizards of the Poor Knights Islands, New Zealand. — New Zealand J. Sci. 11: 623—651.

— (1982): Interim results from a study of *Hoplodactylus maculatus* (Boulenger) at Turakirae Head, Wellington. — In: Newman, D.G. (ed.): New Zealand Herpetology, Proceedings of a Symposium Held at Victoria University of Wellington, January, 1980. Occ. Pub. N.Z. Wildlife Service 2: 363—374.

Aaron M. Bauer, Department of Zoology and Museum of Vertebrate Zoology,
University of California, Berkeley, California 94720, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 95—98	Bonn, Mai 1985

Zur Nomenklatur der paläarktischen Bogenfingergeckos, Gattung *Tenuidactylus* Ščerbak & Golubew, 1984 (Reptilia: Gekkonidae)

von

Wolfgang Böhme

Kürzlich beschrieben Ščerbak und Golubew (1984) in einer Untersuchung zur Systematik und Taxonomie der paläarktischen Bogenfingergeckos die neue Gattung *Tenuidactylus*, mit der sie die vorher unter *Gymnodactylus* (Wermuth 1967, Ščerbak & Golubew 1977) oder *Cyrtodactylus* (z. B. Minton 1966, Leviton & Anderson 1970, Böhme 1981) klassifizierten paläarktischen Arten von den orientalischen *Cyrtodactylus*-Arten (Species typica *C. pulchellus* von Penang, Malaysia) abgrenzten. Die Notwendigkeit dieser generischen Trennung war bereits vorgezeichnet durch die Aufstellung des Subgenus *Mediodactylus* Ščerbak & Golubew, 1977 (ursprünglich ad *Gymnodactylus*), das mit *G. kotschyi* als Typusart bereits einen Teil der paläarktischen Arten einschloß (vgl. Böhme 1981: 44).

Das Subgenus *Mediodactylus* wurde nun von Ščerbak & Golubew (1984) folgerichtig ihrer neuen Gattung *Tenuidactylus* subordiniert, neben der sich damit ergebenden typischen Untergattung *Tenuidactylus* s. str. und einer weiteren neu aufgestellten namens *Mesodactylus*. In letztere Gruppe nun stellten die beiden Autoren — neben dem als Typusart festgelegten *T. (M.) kachhensis* — auch den nordostafrikanisch-südwestasiatischen *T. scaber* (Heyden, 1827), der jedoch seinerseits die Typusart für den Gattungsnamen *Cyrtopodion* Fitzinger, 1843 ist.

Sind nun die anderen genannten Arten, besonders die Species typicae *caspius* (ad *Tenuidactylus*), *kotschyi* (ad *Mediodactylus*), und *kachhensis* (ad *Mesodactylus*) mit *scaber* gattungs- oder untergattungsgleich — und die Studie von Ščerbak & Golubew (1984) hat dies zum Ergebnis! —, so werden beide von diesen Autoren (l. c.) aufgestellten Namen zu subjektiven Synonyma ad *Cyrtopodion* Fitzinger. Der von meinem Kollegen Prof. N.N. Ščerbak und Dr. M. Golubew aus Kiew in brieflicher Diskussion — unter Bezug auf Art. 23 (a, b) ICZN — geäußerten Ansicht (in litt. III. 1985), *Cyrtopodion* könne als nomen oblitum nicht benutzt werden, ist zu entgegnen, daß der Sinn der Neufassung von Art. 23 (vgl. Kraus 1973) darin liegt, eingebürgerte Namen nicht durch ältere, aber vergessene Synonyma verdrängen zu lassen. Bevor jedoch — wie im Falle *Tenuidactylus* — ganz neue Namen aus der Taufe gehoben werden, sind bereits existierende vorher in Betracht zu ziehen, auch wenn sie bis dato nicht allgemein in Gebrauch waren.

Die von dieser nomenklatorischen Frage zunächst unberührte taxonomische Aufteilung der selbständigen, nunmehr *Cyrtopodion* zu nennenden Gattung in drei Subgenera, wie sie sich aus der systematischen Studie von Ščerbak & Golubew (1984) ergeben hat, führt zu folgenden Umbenennungen und -gruppierungen, die ich der Übersichtlichkeit halber als Liste folgen lasse:

Gattung *Cyrtopodion*

1843 *Cyrtopodion* Fitzinger, Syst. Rept., S. 18, 93. — Species typica (durch Monotypie): *Stenodactylus scaber* Heyden, 1827.

Untergattung *Cyrtopodion*

1843 *Cyrtopodion* Fitzinger, Syst. Rept.: 18, 93. — Species typica: wie die der Gattung.

1868 *Dinosaura* Gistel, Blicke in das Leben der Natur: 145 (non †*Dinosaurus* Fischer-Waldheim, 1847 = Reptilia: Theropoda). — Species typica (durch Monotypie): *Stenodactylus scaber* Heyden, 1827.

1984 *Mesodactylus* Ščerbak & Golubew, Westn. Zool. Kiew, 1984 (2): 54. — Species typica (durch ursprüngliche Bestimmung): *Gymnodactylus kachhensis* Stoliczka, 1872.

Enthaltene Arten (fide Ščerbak & Golubew, 1984): *C. agamuroides* (Nikolskij, 1899), *C. elongatus* (Blanford, 1875), *C. kachhensis* (Stoliczka, 1872), *C. montiumsalsorum* (Annandale, 1913), *C. scaber* (Heyden, 1827), *C. watsoni* (Murray, 1892).

Untergattung *Mediodactylus*

1977 *Mediodactylus* Ščerbak & Golubew, Tr. zool. Inst. Leningrad (Gerpetol. Zborn.), 74: . — Species typica (durch ursprüngliche Bestimmung): *Gymnodactylus kotschyi* Steindachner, 1870.

Enthaltene Arten (fide Ščerbak & Golubew 1984): *C. amictopholis* (Hoofien, 1967), *C. heterocercus* (Blanford, 1874), *C. kotschyi* (Steindachner, 1870), *C. russowii* (Strauch, 1887), *C. sagittifer* (Nikolskij, 1899), *C. spinicauda* (Nikolskij, 1887), mit Vorbehalt auch *C. brevipes* (Blanford, 1874).

Untergattung *Tenuidactylus*

1984 *Tenuidactylus* Ščerbak & Golubew, Westn. Zool. Kiew, 1984 (2): 52, 54. — Species typica (durch ursprüngliche Bestimmung): *Gymnodactylus caspius* Eichenwald, 1831.

Enthaltene Arten: *C. caspius* (Eichwald, 1831), *C. fedtschenkoi* (Strauch, 1887), *C. longipes* (Nikolskij, 1896), *C. turcmenicus* (Ščerbak, 1982).

Nach Darstellung des nomenklatorischen Sachverhalts, der sich aus der Befolgung der uns bindenden Internationalen Nomenklaturregeln ergibt, noch ein Wort zur zoologischen Seite des Problems. Wie oben bereits gesagt, ist die Aus-gliederung der paläarktischen Bogenfinger aus der nunmehr rein orientalischen „Restgattung" *Cyrtodactylus* durch Šč̌erbak & Golubew (1984) sicher gerechtfertigt, da die beiden zoogeographisch verschiedenen Gruppen offenbar jeweils eigene Radiationen durchgemacht haben. Problematisch bleibt jedoch die Merkmalsbewertung der Zehenstruktur, die aufgrund ihres adaptiven Charakters, also hoher Konvergenzanfälligkeit, bei vielen Geckos zu unnatürlichen Kunstgattungen geführt hat. Im Falle der Bogenfinger der Gattung *Cyrtopodion* ist das schon erfolgte, aber auch das künftige Heranziehen weiterer Kriterien sehr wichtig, da manche Arten der typischen Untergattung (*agamuroides*, *elongatus*) vielleicht engere Beziehungen zur Nachbargattung *Agamura* als zu manchen Arten der eigenen Gattung haben. Die Klärung der phylogenetischen Verhältnisse bedarf also weiterer Foschung, was auch weitere nomenklatorische Änderungen zur Folge haben kann.

Die hier vorgenommene Namenskorrektur, die möglichst rasch nach der Neupublikation der Synonyma erfolgen sollte, kommt den Gegnern instabiler zoologischer Tiernamen wenigstens dadurch entgegen, daß der valide, Priorität besitzende Name dem verdrängten, vorher gebräuchlichen sprachlich überraschend ähnelt.

Summary

The new generic names *Tenuidactylus* and *Mesodactylus* erected by Szczerbak and Golubev (1984) for a genus and a subgenus of palaearctic geckos formerly assigned to the genera *Gymnodactylus* resp. *Cyrtodactylus*, fall into the synonymy of *Cyrtopodion* Fitzinger, 1843, due to the inclusion of its type species *C. scaber* (Heyden, 1827). The nomenclatoral consequences are summarized in a generic/subgeneric checklist demonstrating that *Mesodactylus* is synonymous with *Cyrtopodion* (s. str.) whereas *Tenuidactylus* is still valid as a subgenus of *Cyrtopodion.*

Literatur

Böhme, W. (1981): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. — Wiesbaden (Akad. Verlagsges.), 1, 520 S.

Kraus, O. (1973): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur: Bericht über Änderungen, gültig ab 1. Januar 1973. — Senckenbergiana biol. 54 (1/3): 219—225.

Leviton, A.E. & S.C. Anderson (1970): The amphibians and reptiles of Afghanistan. — Proc. Calif. Acad. Sci., San Francisco, (4) 38: 163—206.

Minton, S.A. (1960): Contribution to the herpetology of West Pakistan. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York, 134: 27—184.

Šč̌erbak, N.N. & M. Golubew (1977): Materialy k sistematike palearktičeskich gekkonow (rody *Gymnodactylus*, *Bunopus*, *Alsophylax*). — Trud. Zool. Inst. Leningrad Gerpetol. Zborn.), 74: 120—133.

— & — (1984): O rodowoj prinadležnosti i wnutrirodowoj strukture palearktičeskich golopalych gekkonow (Reptilia, Gekkonidae, *Tenuidactylus* gen. n.). — Westn. Zool., Kiew, 1984, 2: 50—56.

Wermuth, H. (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — Das Tierreich, Berlin, 80: 1—246.

Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 99—103	Bonn, Mai 1985

Über eine Panzerschleiche aus dem Frühmiozän von Rott bei Bonn (Reptilia: Anguidae)

von

Jozef Klembara

In der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn, wird das unvollständige Skelett eines schlangenartigen Reptils aufbewahrt, das mit der Etikettierung „*Tropidonotus elongatus* Troschel, 1854" versehen ist. Dieser Name ließ sich im Schrifttum nicht verifizieren, so daß es sicher erscheint, ihn als nomenklatorisch irrelevanten Etikettnamen zu deuten und zu bewerten. Das Stück besteht aus den Abdrücken mehr oder weniger disartikulierter Wirbel und Rippen in einer Platte feinen Braunkohlen-Sediments (Blätter- oder Papierkohle), wie es für den Fundort Rott am Rande des Siebengebirges typisch ist. Zweck der vorliegenden kurzen Mitteilung ist, darauf aufmerksam zu machen, daß es sich nicht um eine Schlange, sondern um eine anguine Schleiche handelt, und zwar entweder um ein adultes Exemplar der Gattung *Ophisaurus*, oder aber um ein Jungtier der Gattung *Pseudopus* (zur Differenzierung dieser beiden Genera siehe Klembara 1981). Das fragile Fundstück wurde bereits in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts geborgen, als die ölhaltige Blätterkohle von Rott noch unter Tage gefördert wurde. Es wird heute — ohne Inventarnummer — in der o. a. Sammlung verwahrt.

Erhalten sind Abdrücke von Brust- und Schwanzwirbeln sowie von Rippen. Die Umrisse der Wirbel und deren gesamte Morphologie entsprechen klar den Verhältnissen der Schleichengattungen *Ophisaurus* und *Pseudopus*, nicht aber denen der Schlangengattung *Natrix* (= früher *Tropidonotus*) (vgl. Abb. 2—5).

Die Brustwirbel sind in Dorsal-, Ventral- und Lateralposition abgedrückt, sind aber in den beiden erstgenannten Positionen am besten identifizierbar. Abb. 2, 3 und 4 dokumentieren die auffallende Ähnlichkeit mit den frühmiozänen *Ophisaurus*-Arten westböhmischer Fundstellen (Klembara 1981), aber auch mit jungen Exemplaren von *Pseudopus* (vgl. Fejérváry-Láng 1923). Die Abdrücke sind relativ flach, aber deutlich und erfassen nur die in einer Ebene liegenden Strukturen: dorsal die Zygapophysen, ventral die komplette Fläche des Corpus. Der Processus spinosus der Brustwirbel bildet in der Medianebene einen tiefen keilförmigen Einschnitt (Abb. 4).

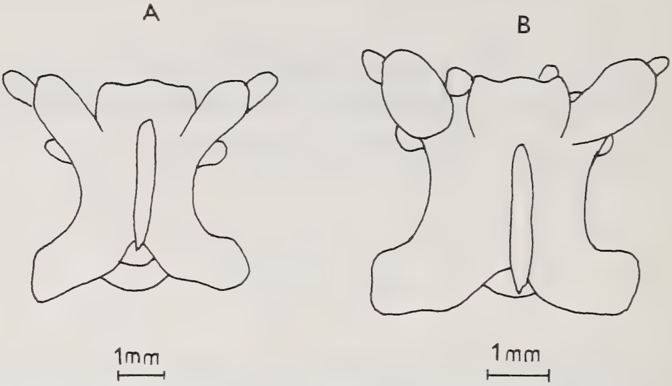
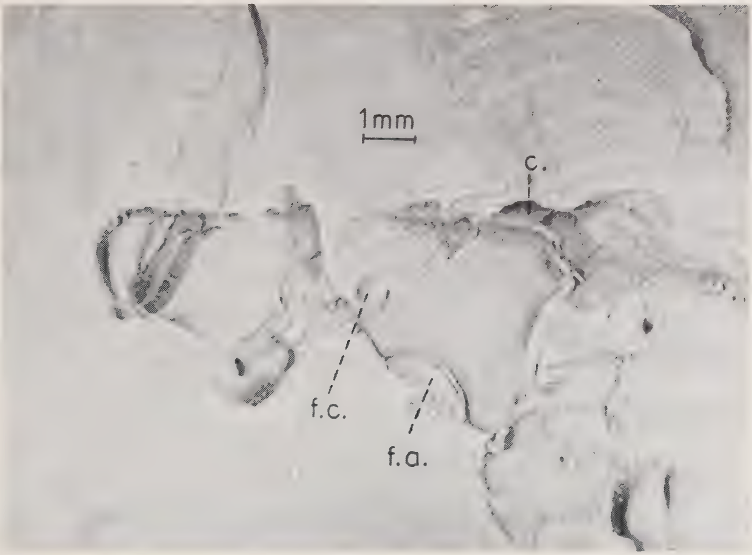


Abb. 1: Dorsalansicht auf den 30. Brustwirbel von einem kleineren (A) und einem größeren (B) Exemplar der Gattung *Natrix*. Umgezeichnet aus Vergnerová (1979).

Die Kaudalwirbel sind am besten aus der Lateralposition identifizierbar. Der am besten erhaltene Abdruck ist in Abb. 5 dargestellt. Condyli, Haemapophysen, Processus spinosus und Processus transversus, sowie der Einschnitt der Postzygapophyse sind gut unterscheidbar. Die Region der Praezygapophyse ist nicht erhalten.

Es sind mehrere Rippenabdrücke erhalten. Die besterhaltenen, zwei rechte Rippen, sind in Abb. 3 dokumentiert.

Leider ist es nicht möglich, zwischen den Gattungen *Ophisaurus* und *Pseudopus* nach der Wirbelmorphologie zu differenzieren, wenn die Individuen gleichgroß waren. Obwohl die Wirbel bei *Pseudopus* immer robuster als bei *Ophisaurus* ausgebildet sind, ist — zumindest bei gleichgroßen Exemplaren, d. h. jüngeren *Pseudopus*-Individuen — die Unterscheidung an Abdrücken äußerst schwierig, wenn nicht unmöglich. Die Struktur der Dorsalfläche von Brustwirbeln der Gattung *Natrix* unterscheidet sich aber von der Äquivalentfläche der beiden Anguidengattungen in mehreren Merkmalen, die auf Abb. 1 gegenübergestellt sind. Trotz der Unmöglichkeit, die Gattungszugehörigkeit *Ophisaurus / Pseudopus* festzulegen, stellt der besprochene Fund einen bemerkenswerten weiteren Beleg für das Vorkommen dieser anguinen Schleichen im Frühmiozän Europas dar.



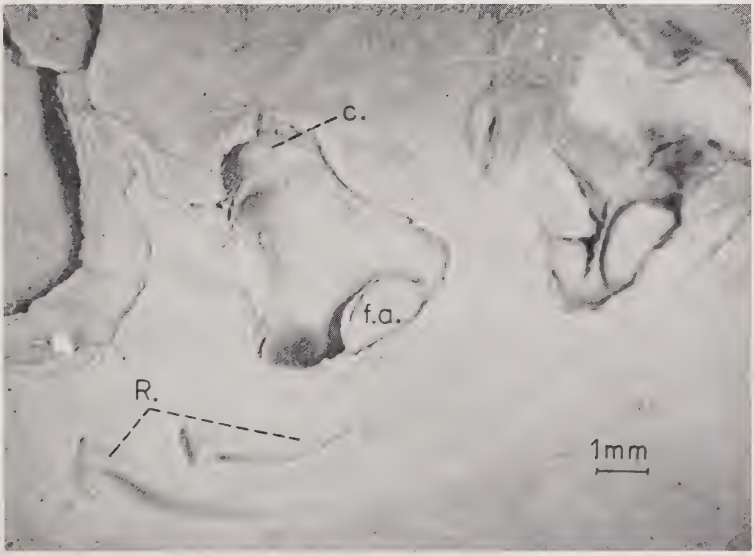


Abb. 2 (oben): Ventralabdrücke von zwei Brustwirbeln. c = Condylus, f.a. = Fovea articularis, f.c. = Facies costalis.
Abb. 3 (unten): Zwei Rippen und Ventralabdrücke von zwei Brustwirbeln. c = Condylus, f.a. = Fovea articularis, R = Anterioransicht auf zwei rechte Rippen.

Danksagung

Für die Ausleihe des Fundstückes sowie dessen Vermittlung bin ich Prof. Dr. H. Remy, Geol.-Paläontologisches Institut der Universität Bonn, und Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig, Bonn, dankbar. Letzterer übernahm auch die sprachliche Überarbeitung des Manuskriptes. Vergleichsmaterial von Natrix-Wirbeln verdanke ich Frau Dr. O. Vergnerová, Prag, für die Anfertigung der Photographien danke ich Herrn J. Böhm, Bratislava.

Zusammenfassung

Beschreibung und Abbildung eines als „*Tropidonotus elongatus*" beschrifteten Fossils aus dem Frühmiozän von Rott bei Bonn, das sich als Schleiche der Gattungsgruppe *Ophisaurus / Pseudopus* erweist.

Summary

Description and photographic documentation of a fossil labelled "*Tropidonotus elongatus*" from the Early Miocene of Rott near Bonn, which proves to be an anguid lizard of the genus group *Ophisaurus / Pseudopus.*

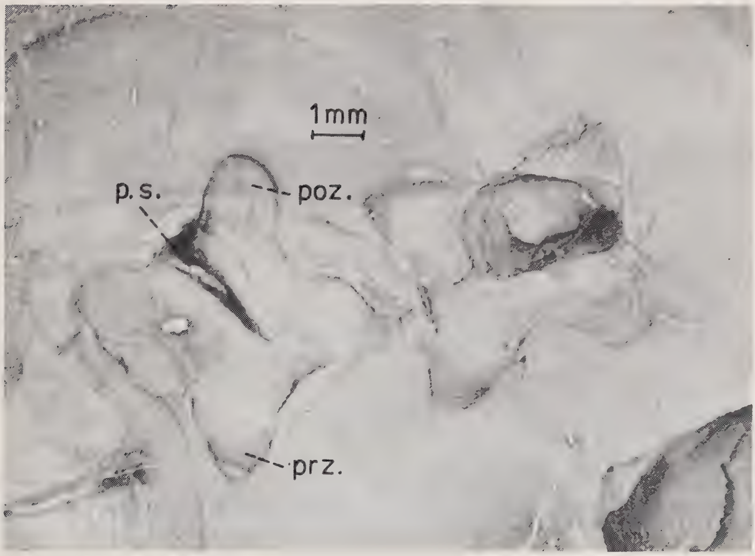
Literatur

Fejérváry-Láng, A.M. (1923): Beiträge zu einer Monographie der fossilen Ophisaurier. — Palaeontol. Hung., 1: 123—220.

Klembara, J. (1981): Beitrag zur Kenntnis der Subfamilie Anguinae (Reptilia, Anguidae). — Acta Univ. Carol., Praha, Geol. 2: 121—168.

Vergnerová, O. (1979): Osteologie von *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) und die Identifizierung der Schlangenwirbel des Miozänfundortes Devínska Nová Ves (Slowakei). — Unveröff. Diplomarb. Karls-Univ. Prag (tschechisch).

Dr. Jozef Klembara, Zoologisches Institut der Komenský-Universität, Mlynská dolina, CS — 842 15 Bratislava, Tschechoslowakei.



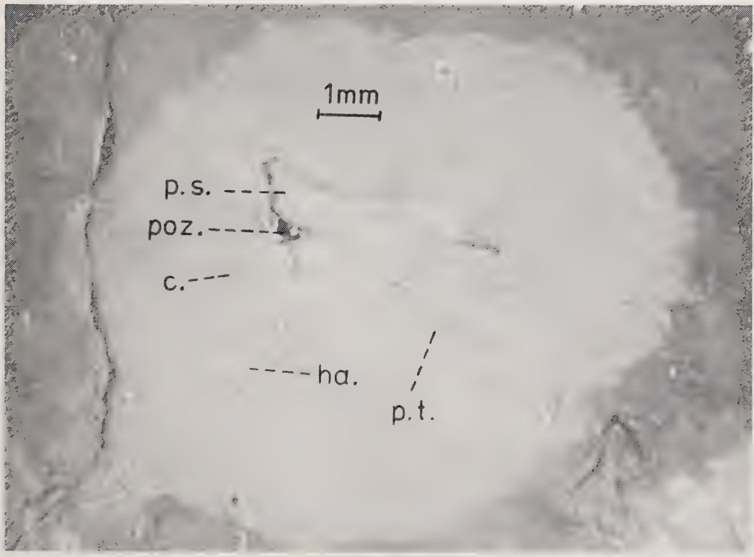


Abb. 4 (oben): Dorsalabdrücke von zwei Brustwirbeln. p.s. = Keileinschnitt des Processus spinosus, poz. = Postzygapophyse, prz. = Praezygapophyse.
Abb. 5 (unten): Lateralansicht auf den Abdruck eines Kaudalwirbels. c = Condylus, ha. = Haemapophyse, p.s. = Processus spinosus (teilweise gebrochen), p.t. = Processus transversus, poz. = Postzygapophyse.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 105—144	Bonn, Mai 1985

Die Serra da Estrela (Portugal) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Herpetofauna

von

Rudolf Malkmus

Einleitung

In dieser Arbeit werden die Ergebnisse der vom Verfasser durchgeführten Kartierung der Amphibien- und Reptilienvorkommen in der Serra da Estrela zusammengefaßt. Es wird versucht, die Verbreitungsmuster der einzelnen Arten mit Hilfe der diesem Hochgebirge eigentümlichen geomorphologischen und klimatischen Bedingungen, insbesondere der stark anthropogen geprägten Vegetationseinheiten der Höhenzonen zwischen 1000 und 1991 m zu interpretieren.

Beschreibung der Serra da Estrela

Geologie

Zusammen mit der südlich vorgelagerten Serra da Gardunha bildet die Serra da Estrela, das Sternengebirge, den westlichsten granitischen Gebirgshorst der von östlich Madrid bis südlich Coimbra (Serra de Lousã) reichenden Zentraliberischen Kordillere. Das Portugiesische Hauptscheidegebirge umfaßt die westliche Peripherie dieses variszischen Orogens der galizisch-kastilischen Zone der „Iberischen Masse", die zwischen Coimbra und Tomar unter die mesozoischen Gesteinsplatten des Lusitanischen Troges taucht.

Die Serra da Estrela besitzt eine aus grob- bis feinkörnigem Granit bestehende, von Südwest nach Nordost streichende zentrale Verebnungsfläche und zwei nach Nordosten absteigende, durch das Trogtal des Rio Zézere getrennte Rumpftreppen, deren nördliche zum Rio Mondego abfällt. Im Bereich des Ursprungsgebietes des Mondego und am oberen Zézere unterhalb Manteigas treffen wir auf kambrische und silurische Schiefer, aus denen auch die westlich der Estrela auslaufenden Gebirgszüge bis Lousã aufgebaut sind.

Nach Süden, Westen und Norden hin fällt der Gebirgsstock sehr abrupt von 1400—1600 m auf 500—700 m ab, so daß — mit Ausnahme der kurzen Einschnitte des Rio Alva, Alforfa, Loriga, Cortes und Alvoco — eine relativ geringe fluviatile Zergliederung dieser Gebirgsseiten erfolgte, ganz im Gegensatz zu den Ostabfällen, die von Tälern des Rio Zézere, des Rio Mondego und des Rib. de Beijames in langgezogene Kettenrücken zerschnitten werden. Alle in der Serra da Estrela entspringenden Bäche streben dem Rio Mondego, bzw. als Zuflüsse des Zézere dem Rio Tejo zu.

Mit 1991 m bildet die breite Kuppe des Torre nicht nur den höchsten Punkt der Estrela, sondern zugleich den höchsten Kontinentalportugals.

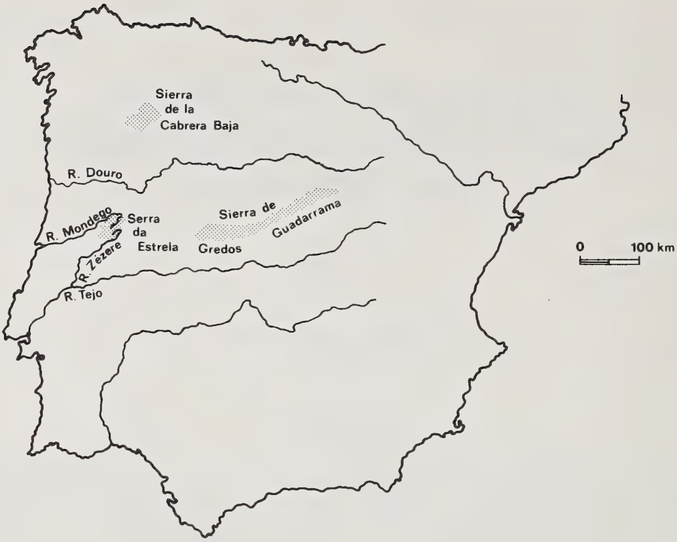


Abb. 1: Die Lage der Serra da Estrela auf der Iberischen Halbinsel.

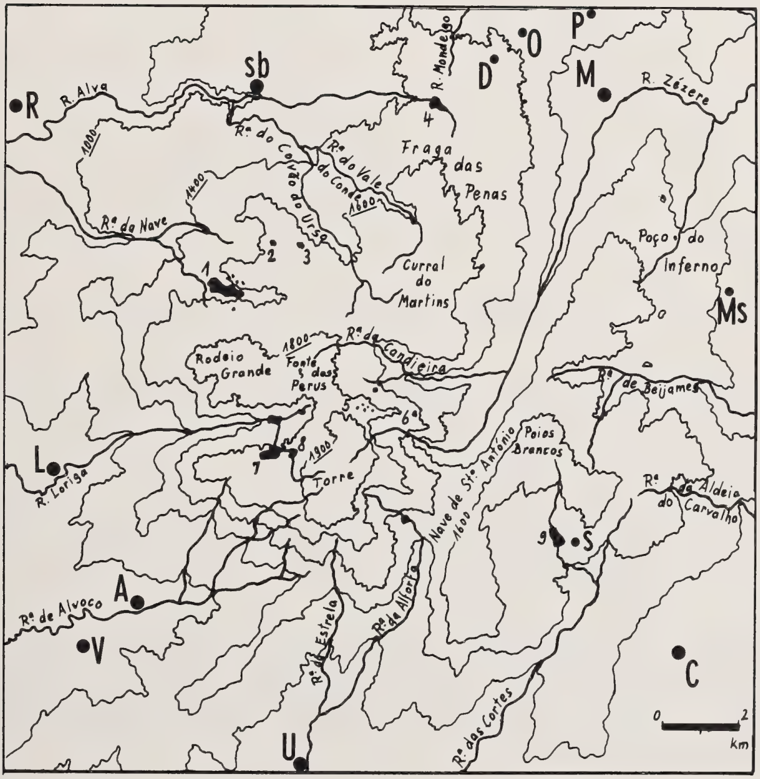
Die weitere Betrachtung des Gebirgsraumes muß eine Einschränkung insofern erfahren, als sich die in ihm durchgeführten herpetologischen Untersuchungen im wesentlichen auf den Bereich oberhalb 1000 m beschränkten und die hier dargestellten abiotischen Faktoren vornehmlich dem Zwecke dienen sollen, die Habitatbedingungen dieser Bergregion zu beschreiben.

Geomorphologie

Die großen geomorphologischen Strukturen dieses Raumes sind überwiegend glazial, zumindest periglazial geprägt (vgl. Lautensach 1929, Ern 1966, Riedel 1973, Brosche 1978, Daveau 1971); die Serra da Estrela ist der einzige Gebirgszug Portugals, für den eine eiszeitliche Vergletscherung nachgewiesen werden konnte. Die würmeiszeitliche Gletscherbedeckung betrug ca. 70 qkm: vom Plateaueisschild erstreckten sich die Gletscherzungen sternförmig insbesondere nach Nordosten und schliffen die prachtvollen Trogtäler des Rio Zézere, Alforfa und Lorgia aus. Im Kessel des Zézere-Ursprungs fallen die Granitwände der Cântaros 400 m senkrecht ab und bilden zweifellos die dramatischste Landschaftsszenerie des gesamten Gebirges. Die relativ geringe Reichweite der nach Süden und Westen strebenden Gletscher sucht Daveau (1971) durch die starken Westwinde und intensive Insolation der Südwesthänge zu erklären.

Die Zeugnisse ehemaliger Gletschertätigkeit sind besonders im Bereich der oberen Rumpftreppe (1600—1800 m) sehr augenfällig: amphitheaterhaft gestuft steigen die mit Gletscherschliffen gezeichneten Rundhöckerfluren auf die Plateauverebnung hinab; an ihrem Fuße finden sich zahlreiche kleine Seen und Wannen, Moränenwälle und erratische Blöcke; der Formenschatz der periglazialen Zone, die ja mit dem Abschmelzen der Gletscher jeden Bereich des Gebirges einmal erfaßte, zeigt sich in Solifluktionserscheinungen, Wanderschuttdecken und Blockströmen. Das Auftreten rezenter periglazialer Phänomene wurde von Brosche (1978) für die Zone oberhalb 1830 m beschrieben. Er fand „fleckenhaft mehrere Vorkommen von gehemmter Solifluktion, Wanderblöcke in zusammenhängendem Rasen und vereinzelt Ansätze von Wülsten", bis 1700 m herab „Formen des Rasenschälens und die für das Granitgestein typischen Rasenabrutschungen..." Oberhalb 1800 m fand ich nicht selten Frost-Strukturböden.

Sehr charakteristisch — besonders zwischen Gouveia und Penhas Douradas oder oberhalb Penhas da Saúde — sind die bizarren, durch selektive Verwitterung entstandenen Felsburgen (penhas, fragas) mit teils wabenartig tafonierten Granitwülsten. Den Sockel solcher an wuchtige archaische Skulpturen erinnernden Felsaufbauten bilden nicht selten ungeheure flachwölbige Felspanzer (lapas, lages), die entstanden, wo „oberflächen-



Sb
R
R. Alva
1000
1400
Rª da Nave
Rª do Covão do Urso
Rª do Vale do Conde
1600
R. Mondego
D
O
P
M
R. Zêzere
4
Fraga das Penas
Curral do Martins
Poço do Inferno
Ms
1
2
3
Rodeio Grande
1800
Fonte dos Perus
Rª da Candieira
Rª de Beijames
5
6
7
8
1900
Torre
L
R. Loriga
Poios Brancos
Nave de Stº António
1600
Rª da Aldeia do Carvalho
9
S
A
Rª de Alvoco
V
Rª de Estrela
Rª de Alforfa
Rª das Cortes
C
U
0
2
km

Abb. 2: Das Untersuchungsgebiet mit den im Text genannten geographischen Bezeichnungen. Seen: 1) Lagoa Comprida mit nördlich liegenden kleinen Glazialseen, darunter die Lagoacha das Favas; 2) Lagoa Séca; 3) Lagoa Redonda; 4) Vale Rossim; 5) unbenannte Glazialseen; 6) Lagoa dos Cântaros; 7) Lagoa Serrano; 8) Lagoa do Covão das Quilhas; 9) Lagoa Viriato. Siedlungen: A) Alvoco da Serra; C) Covilhã; D) Penhas Douradas; L) Loriga; M) Manteigas; Ms) Mogo/Sarnadas; O) Meteorol. Observatorium; P) Pousada de São Lourenço; S) Penhas da Saúde; Sb) Sabugueiro; U) Unhais da Serra; V) Vasco Esteves; R) São Romão.

parallele durch Temperatursprengung und Druckentlastung entstandene Klüfte auftreten" (Lautensach 1937). Infolge Hydratation kommt es bei den grobkörnigen, stark gewölbten Granittrümmern häufig zu schaliger Ablösung des Peripherbereichs (Desquamation) oder aber zur tiefgründigen Vergrusung (saibro) des verwitterungsanfälligen Gesteins.

Die Hänge der Schiefergebirge sind von tiefen Schluchten eingerissen und mit trockenen, äußerst humusarmen Calveroböden bedeckt.

Klima

Wesentliche Impulse, eine Wetterstation auf dem Gebirge zu errichten, gingen von einer 1881 von Wissenschaftlern der unterschiedlichsten Fachbereiche durchgeführten Expedition der „Sociedade de Geografia de Lisboa" aus. Bereits 1882 wurde das Observatorium „Penhas Douradas" in 1380 m Höhe zwischen der Mondegoquelle und der Pousada de São Lourenço errichtet, so daß uns heute eine über 100jährige kontinuierliche Aufzeichnung von meterologischen Daten zur Beurteilung des Klimaablaufes des nordöstlichen Zentralteiles der Estrela zur Verfügung stehen. Das subtropisch-maritime Gebirgsklima weist allerdings im Bereich der Station bereits einen stark kontinentalen Einschlag mit ausgeprägter Sommertrockenheit auf. So wurden auf den Douradas im Hochsommer bereits 60 aufeinanderfolgende regenfreie Tage beobachtet. Die Niederschlagsmengen am Südwestanstieg des Gebirges (Penhas da Saúde, 1510 m) liegen mit über 3000 mm erheblich über denen des Dourado-Gebietes (2100 mm). Doch erscheint es mir nur unter Vorbehalt gerechtfertigt, Teile des Gebirges dem vollhumiden Klimatyp, wie er uns in einigen nordwestportugiesischen Erhebungen begegnet (z. B. Serra do Gerês/Peneda), zuordnen zu dürfen. Zur Vollhumidität genügen weder die gelegentlich zu beobachtenden hohen Niederschlagswerte in den Sommermonaten (Juli 1927: 224 mm; August 1922: 259 mm), die meist das Ergebnis heftiger lokaler Gewitterregen darstellen, noch die mit großer Regelmäßigkeit auftretenden dichten, nassen Nebeldecken (im Juli durchschnittlich an 4, im August an 5 Tagen).

Die Hauptniederschlagstätigkeit fällt ebenso wie die Zeit extremer Nebelbildung (durchschnittlich an 120 Tagen von 145 im Jahr) in die Monate Oktober/November bis Mai. Besonders aus Süden und Südwesten heranrückende Zyklone führen dann oft ungeheure Wassermassen heran. So brachte allein der November 1926 1555 mm Regen! In besonders niederschlagsreichen Jahren wurden auf den Douradas über 4000 mm gemessen (1886: 4681 mm).

Ist schon das Niederschlagsangebot auf der Hochfläche lokal recht unterschiedlich, so wird diese Differenzierung in den Randgebieten und Tälern noch viel deutlicher: Covilhâ am Südhang (600—700 m) erhält 1941 mm, Manteigas (800 m) am oberen Zézere unterhalb der Douradas 1850 mm, Seia (500 m) an der Nordabdachung 1390 mm und das über 1000 m hoch gelegene Guarda am äußersten Ostrand im Regenschatten nur noch 1150 mm.

Oberhalb der Zone zwischen 750 und 800 m kommt es alljährlich regelmäßig zu Schneefällen, die auf dem Plateau in jedem Monat zwischen Oktober/November und Mai beobachtet werden können. Sie reichen selbst im späten Frühjahr bei Kälteeinbrüchen noch bis unter 1000 m hinab: so meldete Guarda im Mai 1903 noch 6 Schneefalltage! Im Schnitt dokumentiert Douradas jährlich 34 Schneefall- und 44 Schneedeckentage (Ferreira 1965), die auf dem Planalto auf jeden Fall 2 Monate überschreiten. Oberhalb 1700 m entstehen oft beachtliche Schneeauflagen, die durch Verwehungen an orographisch günstigen Stellen bis 5 m Mächtigkeit erreichen. So ist es nicht verwunderlich, wenn man im Lee von Geländerippen der nach Nordosten absteigenden Rundhöcker auch im August in Schneetälchen noch auf Schneereste (geleiras) trifft. Diesen langlebigen „geleiras" ist es vornehmlich zu danken, daß man auf dem Plateau einige perennierende Bäche vorfindet (Rib. do Vale do Conde, da Candieira, da Nave, Covão dos Conchos), und selbst in trockenen Sommern sind nicht nur die großen, für die Gewinnung von elektrischer Energie (Quellbereich des Alforfa und Loriga; Vale Rossim und die 3 km lange Lagoa Comprida) und für die Trinkwasserversorgung von Covilhã (Lagoa Viriato/Penhas da Saúde) errichteten Staubecken, sondern auch ein Teil der kleinen Seewannen noch mit Wasser gefüllt.

Die reiche Niederschlagstätigkeit wird häufig von sehr heftigen, orkanartigen Stürmen begleitet; aber auch unter dem Einfluß kräftiger Hochdruckgebiete entwickeln sich auf der baum- und strauchlosen Hochfläche sehr steife, über Tage hinweg andauernde Winde. Nicht selten kommt es abends zu heftigen kalten Fallwinden, die kilometerweit ins Umland hinaus wirken.

Die relative Luftfeuchte sinkt auch im Juli/August um die Mittagszeit nur knapp unter 50 % und liegt im Jahresdurchschnitt um 7 Uhr bei 71 %, um 13 Uhr bei 67 % und um 18 Uhr bei 75 % (Ferreira 1965).

Die Durchschnittstemperaturen liegen relativ hoch. Hier die Mittelwerte der Douradas-Messungen zwischen 1931 und 1960 (Ferreira 1965): Januar + 2,4 ° C; Februar + 3 ° C; März + 4,7 ° C; April 6,7 ° C; Mai + 9,2 ° C; Juni + 13,9 ° C; Juli + 17,2 ° C; August + 17 ° C; September + 14,3 ° C; Oktober + 9,6 ° C; November + 5,6 ° C; Dezember + 3,2 ° C, was einem Jahresdurchschnitt von + 8,9 ° C entspricht, bei einem absoluten Maximum von + 32,8 ° C (Juli) und einem absoluten Minimum von — 13,3 ° C (Februar); an den Penhas da Saúde wurden am 25. 12. 1962 sogar — 16 ° C gemessen. Völlig frostfrei waren in diesem Zeitraum die Monate Juli, August und September.

Die im Jahresdurchschnitt 2650 h Insolation (Min. Januar 121, Max. Juli 375 h) mit hoher Intensität führen lokal zu einer Aufheizung des Bodens und von anstehendem Fels bis über + 50 ° C.

In seiner klassischen Landeskunde hat Lautensach (1932, 1937) die Klimaverhältnisse des Gebirges zusammengefaßt: „Große Sommerwärme und geringer Betrag des sommerlichen Höhengradienten der Temperatur, eine relative geringe Bewölkungsintensität, selbst im Winter und eine besonders im Winter sehr große Nebelhäufigkeit und Windstärke sind typisch für dieses subtropisch-maritime Gebirgsklima."

Die Formenvielfalt der geomorphologischen Struktur, die Position der Hangseiten, die Höhenlage, zusammen mit der noch darzustellenden Vegetationsbedeckung modifizieren die einzelnen Klimafaktoren natürlich in mannigfaltigster Weise, wobei „die Relieforientierung dieser Faktoren . . . sich mit zunehmender Seehöhe immer mehr verschärfen, weil damit die Wirksamkeit von Wind und Strahlung zunimmt" (Franz 1979).

So differenziert sich in Oberflächennähe jede großräumige Wetterkonstellation in ein kontrastreiches Mosaik von mikroklimatischen Nischen, die im montanen und subalpinen Bereich unseres Untersuchungsraumes zu mikrodisjunktiven Verbreitungsmustern einzelner Taxa führt. Neben der Dispersion werden auch morpho- und ethoplastische Abwandlungen unter den Vertretern der Herpetofauna — bedingt durch das Hochgebirgsklima — zu beschreiben sein.

Da Untersuchungen von Larcher (1976) in alpinen Zwergstrauchbeständen nachwiesen, daß die Bestandsstruktur einer Pflanzenassoziation ein bestandseigenes Mikroklima hervorbringt, das sich vom reliefabhängigen Geländeklima bemerkenswert unterscheidet, der Aktivitätsrhythmus und die Verbreitung der Amphibien und Reptilien aber sehr stark an bestimmte klimatische Voraussetzungen geknüpft sind, sollen die typischen Pflanzengesellschaften der Serra da Estrela im folgenden kursorisch dargestellt werden.

Die schon durch ihre Physiognomie sich sehr deutlich voneinander abhebenden Pflanzenformationen werden zugleich als wesentliches Kriterium für die Habitatsabgrenzung der einzelnen Arten der Amphibien und Reptilien Verwendung finden.

Vegetationszonen

Eine erste floristische Bestandsaufnahme der Hochestrela wurde schon 1881 anläßlich der bereits erwähnten Expedition der „Sociedade de Geografia de Lisboa" durchgeführt: J. A. Henriques bestimmte 1221 Arten an Gefäßpflanzen; davon waren 0,6 % endemisch, 7 % peninsular, 8 % mediterran, alle übrigen mittel- und westeuropäisch.

Weitere bedeutende Botaniker, wie Clusius, Tournefort, Daveau, Willkomm, Ricardo da Cunha, Sampaio, Rikli u. a. arbeiteten in diesem Gebirge. Wenngleich Henriques die gesammelten Pflanzenarten bereits 6 Höhengürteln zuordnete, so erfolgte eine der modernen Botanik Genüge leistende begriffliche Fassung, Abgrenzung und Charakterisierung der einzelnen Pflanzenformationen aber erst durch Braun-Blanquet et al. (1952). Da diese Zonierung weitgehend die Grundlage für die Habitatbeschreibung der Herpetozönosen bilden wird, bedarf es hier ihrer ausführlichen Erläuterung.

Von welcher Seite man sich auch dem Gebirge heute nähert, nirgends reicht ein geschlossener Waldmantel über die 1300—1400 m Grenze, regelmäßig liegt er tiefer. Alle Botaniker sind sich jedoch einig, daß die aktuelle und die potentielle Waldgrenze weit auseinanderklaffen und in der Zeit, bevor der Mensch den Wald durch Rodung, Weidewirtschaft, Köhlerei, Streuentnahme und Brand schädigte und zerstörte, sich ein sommergrüner Laubwald mit einzelnen immergrünen Elementen weit in die subalpine Höhenstufe hinauf erstreckte. Darauf deuten kleine Gruppen von *Betula pubescens* und Einzelbäume *Taxus baccata*, sowie Stockausschläge an *Quercus pyrenaica*-Stümpfen zwischen 1400 und 1600 m hin.

Die von Romariz (1950) durchgeführten Pollenanalysen im moorigen Randbereich glazialer Seen (Lagoa Comprida; Lagoa dos Covoẽs) in 1600 m Höhe, zeigen uns, daß *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens* und *Taxus baccata* nach dem Rückzug der würmeiszeitlichen Gletscher die Hochlagen des Gebirges besiedelten. Die heute oberhalb 1550 m anzutreffenden *Juniperus*-Bestände (Zimbral) sind möglicherweise eine Folgeassoziation eines ursprünglichen *Pinus sylvestris*-Waldes. Der Zimbral deckt beachtliche Flächen, was dem Umstand zu danken ist, daß sich die tellerförmig flache Wuchsform des Gehölzes ebenso wie seine sehr lückige Bestandsdichte Flächenbränden kaum Nahrung gibt. Da das Holz selbst, im Gegensatz zu dem von *Quercus pyrenaica*, keine Bedeutung für die Holzgewinnung hat und die Beeren von den Hirten gerne zur Herstellung von Wacholderschnaps gesammelt werden, sind die Bestände wenig gefährdet.

Die potentielle Baumgrenze wird von einzelnen Autoren in sehr unterschiedliche Höhenlagen versetzt: Cyren (1930) nimmt sie — mit Sicherheit zu tief — bei 1500 m an, Gaussen (1940) bei 1700 m, Brosche (1978) bei 1800 m und Lautensach (1932) gar bei 1900 m. Die Habitatwahl des Plateau-Endemiten *Lacerta monticola* läßt den Schluß zu, daß größere Flächen bereits vor den ersten anthropogonen Eingriffen waldfrei, bzw. mit einer sehr lückig bestandenen Niederformation ausgestattet gewesen sein mußten; andererseits weist das Vorkommen des Feuersalamanders in 1870 m Höhe darauf hin, daß zumindest in geschützten Bacheinschnitten der Wald in diese Höhen hinaufgereicht haben muß, sofern Eiselts (1958) Behauptung richtig ist, daß das Vorkommen dieses Salamanders „immer auf eine frühere Bewaldung hinweist, ganz gleich, ob diese durch den Menschen oder durch klimatische Einwirkungen zum Verschwinden gebracht wurde." Hinsichtlich der Frage nach der potentiellen Baumgrenze neige ich daher der Ansicht Brosches, bzw. Lautensachs zu.

Aber selbst wenn die Waldgrenze tiefer gelegen haben sollte, ist die rezente Vegetationsdecke des Estrelaplateaus keine natürliche, durch Selbstregelung sich erhaltende Organismengesellschaft, sondern ein Kunstgebilde, ein Biozönoid (sensu Schwerdfeger 1956), das nur durch periodische Brandrodung und Beweidung am Leben erhalten wird.

Die Planzenassoziationen

Zwischen 800 und 900 m treffen wir infolge der starken Bodennutzung (Mais, Wein und Oliven gedeihen bei Seia und Manteigas bis in diese Höhen) nur noch auf wenige Reste der ursprünglich noch stark mediterran geprägten Vegetation, so in Teilen des Zézere- und Lorigatales: *Quercus rotundifolia*, *Prunus lusitanica*, *Arbutus unedo*, *Viburnum tinus u. a.*

In der montanen Zone (800—1000 m), einst der mächtige Laubwaldgürtel mit der Pyrenäeneiche als Leitart (Holco-Quercetum pyrenaicae), treffen wir infolge starker Eingriffe durch den Menschen auf ein weit differenzierteres Vegetationsbild:

1.1. Das Holco-Quercetum pyrenaicae ist nur noch in kleinen Resten zwischen Manteigas und Penhas Douradas (Ende September 1983 wurde auch dieser Wald ein Opfer der Flammen) und im Bereich des Poço do Inferno vorhanden; typische Begleitarten sind *Ilex aquifolium*, *Castanea sativa*, *Lonicera periclymemum*, *Erica arborea*, *Erica australis*, *Cytisus grandiflorus* und *multiflorus*, *Genista falcata*, *Silene nutans*, *Prunella hastifolia*, *Galium rotundifolium*, *Digitalis purpurea*, *Sedum forsteranum*, *Scilla hispanica*, *Pteridium aquilinum* etc.

1.2. 90 % der Wälder, besonders an den West und Ostflanken, sind ökologisch verarmte, äußerst brandgefährdete *Pinus*-Bestände, die erst in diesem Jahrhundert systematisch aufgeforstet wurden. Lediglich zwischen Manteigas und Poço do Inferno trifft man auf einen artenreichen Mischwald mit Fichte, Douglasie, Lärche, Rotbuche, Esche und Eiche. Mancherorts wird das Landschaftsbild durch ausgedehnte Kastanienpflanzungen geprägt (600—1100 m). Nicht selten werden sie von Quellbächen durchzogen, deren Wasser in Brunnenbecken (albercas) gesammelt wird.

1.3. Großflächige Lücken reißen Blockströme der steilen Schieferhänge — seltener im Granit — besonders östlich Manteigas in die Wälder. Auf diesen „Cascalheiras" siedeln vornehmlich *Umbilicus rupestris*, *Saxifraga continentalis*, *Rumex scutatus*, *Rubia pere-*

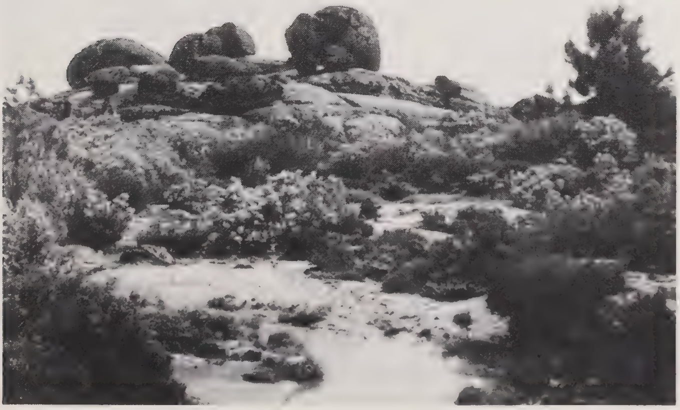


Abb. 3: Giestal im Quellgebiet des Rib. das Cortes (A_{2b}; 1400 m): *Psammodromus algirus*, *Lacerta lepida*, *Lacerta monticola*, *Natrix maura*, *Salamandra salamandra gallaica.*

grina, *Geranium robertianum* und *lucidum*, *Tamus communis*, *Pisum sativum*, *Aristolochia longa* etc.

Die ehemaligen Waldbestände zwischen 1200/1400m und 1600 m werden heute vom „Giestal" (Ginsterheiden) eingenommen, der sich — da eine anthropogen bedingte subspontane Folgeassoziation — nach noch heute üblichen Nutzungsformen in zwei Zonen differenziert, die sich allerdings pflanzensoziologisch infolge ihrer starken Verzahnung gegeneinander teilweise nur sehr schwer abgrenzen lassen.

1.4. Lavandula-Cytisetum (bis ca. 1500 m)

Periodisch wird in dieser Region besonders um Penhas Douradas und oberhalb Sabugueiro noch Roggenanbau auf extrem degradierten Böden betrieben. Die Folgeassoziationen auf den unterschiedlich alten Brachen ist sehr artenarm und steht teilweise auffallend schütter. Neben dem stark vertretenen *Pteridium* treffen wir auf *Cistus crispus* und *salvifolius*, *Chamaespartium tridentatum*, *Cytisus multiflorus* und *striatus*, *Sorbus aucuparia*, *Lavandula stoechas sampaiana*, *Erica arborea*, *umbellata* und *lusitanica*. Zistrosengesellschaften werden häufig und großflächig von den eintönig fahlgrünen, Sargaçal genannten Beständen des *Halimium alyssoides* vertreten. Völlig vegetationslose Saibro-Flächen sind häufig. Die Felsburgen erreichen in dieser und der nachfolgend beschriebenen Region ihre eindrucksvollsten Dimensionen.

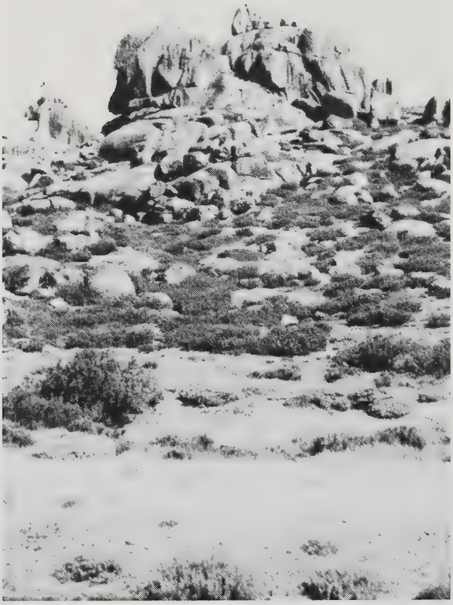


Abb. 4: Lavandula-Cytisetum ($A_{2a, 2b}$; 1450—1600 m) oberhalb Vale Rossim: *Lacerta lepida*, *Lacerta schreiberi*, *Lacerta monticola*, *Podarcis*-Komplex; *Rana iberica*, *Alytes obstetricans boscai*.

1.5. Junipero-Ericetum Cytisetum (bis ca. 1600 m)
Zwar finden wir sehr vereinzelt selbst in dieser Höhenlage noch temporäre Roggenfeldchen (z. B. bei der Lagoa Redonda bis 1580 m!) doch beschränkt sich der wirtschaftende Mensch in dieser Zone weitgehend auf extensive Beweidung und regelmäßiges Abbrennen der Hänge. Der Vegetationsbestand unterscheidet sich nicht wesentlich von dem in 1.4. dargestellten — hinzu tritt besonders *Calluna vulgaris* und die ersten Bestände des Zimbral —, doch erscheint er physiognomisch dichter und hochwüchsiger; die Ericaceen treten in Gebüschformation auf und entwickeln sich entlang von Bächen besonders üppig. Vereinzelt begegnet man sogar noch *Ilex aquifolium.*

2. Die eigentliche oreale Region oberhalb 1600 m gliedert sich in den Zimbral, in mattenartige Weidegründe (Cervunal séco und húmido) und in die witterungsexponierten und durch Überweidung in ihrer Vegetationsausbildung geschädigten Kuppen und Hangflächen, besonders oberhalb 1800 m (Arrelvado). In diesen Zonen eingelagert (vornehmlich zwischen 1600 und 1850 m) treffen wir überall auf eine große Anzahl Seen, Quellbecken, Bachläufe, Kolke, Felswände, Rundhöcker und Felsschutthalden. Dieser reichen Landschaftsstrukturierung entspricht trotz, bzw. wegen der exponierten Höhenlage eine besonders an Endemismen reiche Flora und Fauna.

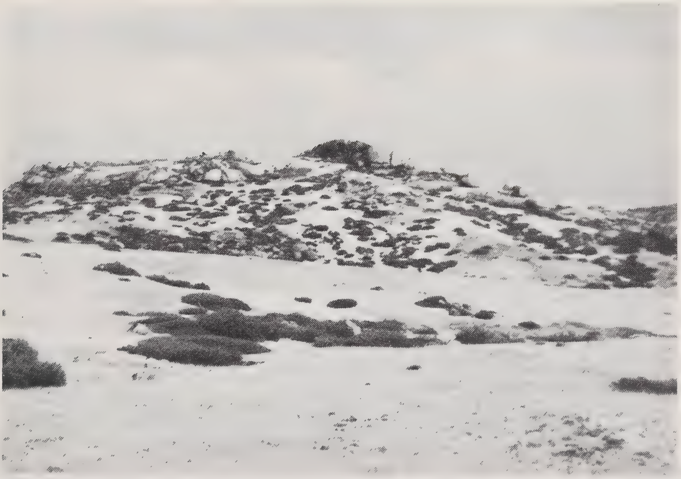


Abb. 5: Lycopodium-Juniperetum: Zimbral mit weiten Saibro-Flächen beim Curral do Martins (A_3; 1700 m): *Lacerta monticola*; Bachbereich; *Rana perezi*, *Rana iberica.*

2.1. Lycopodium-Juniperetum nanae (1600—1800 m, in geschützten Lagen bis 1900 m); „Zimbral" genannt. *Juniperus communis nanae* steht in einem teilweise sehr lockeren, sich in Bach- und Seenähe verdichtenden Verband mit *Erica arborea*, *Calluna vulgaris*, *Genista cinerea.* Zwischen den Buschgruppen befindet sich Grasnarbe (*Festuca ovina*, *Agrostis duriaei*, *Luzula caespitosa* mit *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Narcissus bulbocodium*, *Rumex acetosella*) oder nahezu vegetationslose „lapas" und „saibro". Auf felsigerem Untergrund treten besonders die charakteristischen Kissen des Caldoneira, des Igelginsters *Echinospartum lusitanicum* mit *Teucrium salviastrum*, *Phalacrocarpus oppositifolium*, *Stipa gigantea* und *Digitalis thapsi* hinzu.

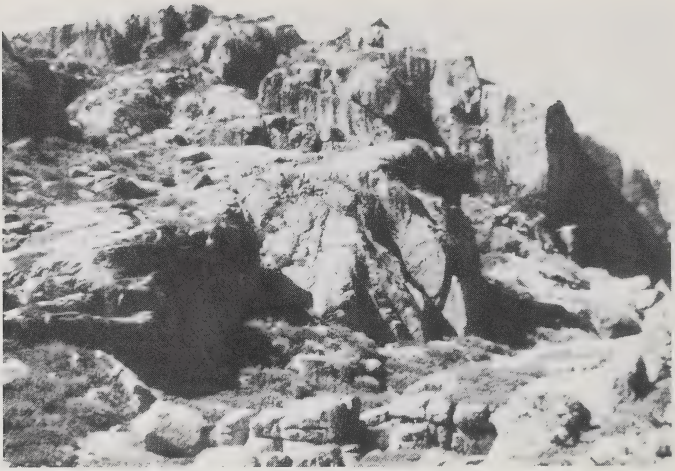


Abb. 6: Zimbral mit Felsstrukturen mit Juniperus-Echinospartium-Bewuchs im Bereich der Candieira-Quellen (A_3; 1700—1800 m): *Lacerta schreiberi*, *Lacerta monticola*, *Rana iberica*.

2.2. Zwischen 1500 und 1900 m: verstreute, häufig von mäandrierenden kolkreichen Bächen durchflossene Verebnungen und flach geneigte Talmulden tragen ausgesprochen triftenartigen Charakter (Cervunal), z. B. Rib. da Candieira, Covão dos Conchos, Covão do Vale do Conde, Nave de Santo António. Ihnen folgten einst, heute nur noch sehr sporadisch, die Zugstraßen der Transhumanz; die Wanderschafherden setzen sich vornehmlich aus Tieren der Bordaleirarasse zusammen. Die extensive, aber regelmäßige Beweidung dieser Flächen hat zweifellos im Zwergstrauchgürtel vielleicht bereits vorhanden gewesene Rasengesellschaften stark verändert und ausgeweitet, im ehemaligen Quercetum überhaupt erst geschaffen. Man unterscheidet je nach dem Feuchtigkeitsgrad ihres Untergrundes trockene (Cervunal séco) und feuchte bis anmoorige (Cervunal húmido) Wiesen:

2.2.1. Cervunal séco: Galio-Nardetum

Auf diesen Triften überwiegt floristisch das boreal-mitteleuropäische Element (80—90 %), während nur noch 5—7 % der Pflanzen mediterranen Ursprungs sind. Beherrschend sind neben dem Bürstengras (*Nardus stricta*) der Schafschwingel (*Festuca ovina*), ferner *Juncus squarrosus*, *Luzula campestris*; *Galium saxatile*, *Potentilla erecta*, *Acetosella angiocapra*, *Merendera bulbocodium*, *Narcissus bulbocodium* und *rupicola*, *Crocus carpetanus*, *Ranunculus nigrescens*, *Gentiana pneumonanthe*, *Fritellaria lusitanica* und *Lotus corniculatus*. Felsblöcke werden meist von *Juniperus* und *Calluna* dicht überwachsen, die Bäche bis ca. 1750 m von *Erica arborea* begleitet.

2.2.2. Cervunal húmido: Junco-Sphagnetum compacti

Diese Pflanzenformation findet sich häufig in Felswannen zwischen Rundhöckern, entlang von Bächen mit sehr geringem Gefälle, ringförmig um Seeränder und Tümpelquellen. Sie ist reich an *Sphagnum compactum* und *molle* mit *Viola palustris*, *Aulacomnium palustre*, *Allium scorzonerifolium* und senescens, *Molina coerulea*, *Festuca rubra* und *spadicea*, *Carex echinata* und *dimorpha*, *Juncus squarrosus*, *tenageja* und *supinus*.

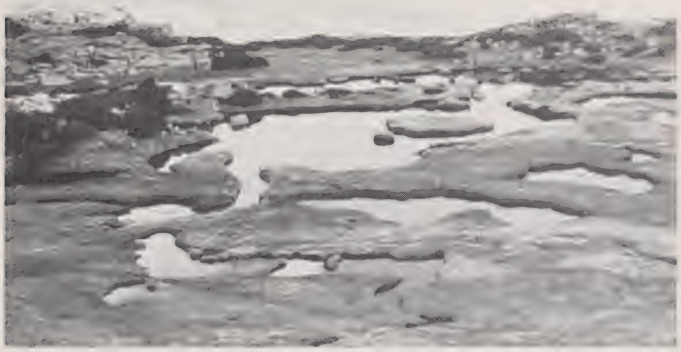


Abb. 7: Junco-Sphagnetum compacti: Cervunal húmido der Lagoa Sêca (A_{4b}; 1620 m): *Triturus marmoratus, Triturus boscai, Rana perezi.*

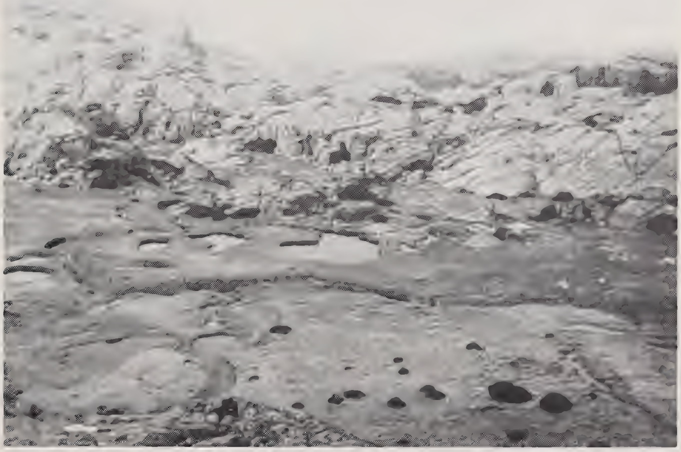


Abb. 8: Kleine, teils temporäre Glazialseen am Nordhang des Torre; im Hintergrund Rundhöcker mit Gletscherschliffen ($A_{3,4a,4b}$; 1800 m): *Lacerta monticola, Hyla arborea molleri, Alytes obstetricans boscai, Rana iberica, Rana perezi, Triturus marmoratus.*

2.3. Arenario-Cerastietum ramosissimi (1800—1991 m): Arrelvado

Durch Regenauswaschung, Schneeschmelze, Windausblasung und Überweidung stark degradierte Böden mit oft nur noch spärlichen Resten einer Grasdecke auf den höchsten Plateauwölbungen. Die Flora dieser Zone ist artenarm und beschränkt sich auf sehr niederwüchsige, widerstandsfähige Formen: *Arenaria tetraquetra, Cerastius gracile, Minuartia* *recurva, Sedum anglicum, brevufolium* und *arenarium, Plantago radicans, Poa bulbosa, Polytrichum juniperium* und *piliferum, Molineria laevis, Paronychia polygonifolia.*

3.1. Felsassoziationen: Murbeckiello-Saxifragetum

Neben ziemlich selten auftretenden einheitlichen Felswandabrissen begegnet man häufig Rundhöckern, wollsackartigen, schalig verwitternden Felsburgaufbauten, Felspanzern und blockig zerfallenden, sehr nischenreichen, mit endo- und epilithischen Flechten bedeckten Blockfeldern, in deren Bereich bis in 1900 m Höhe noch *Juniperus* und *Echinospartum* vorkommen. Die Felsspaltenflora ist zweifellos der urtümlichste und am wenigsten anthropogen veränderte Pflanzenverband, der sich in sehr interessanten Arten rekrutiert: neben *Saxifraga spathularis, continentalis* und *clusii, Silena foedita, ciliata* und *herminii, Campanula herminii, Murbeckiella boryi, Narcissus rupicola, Leontodon hispidus* und *pyrenaicus, Armeria alliacea, Sedum anglicum, hirsutum* und *brevifolium, Conopodium majus, Alchemilla transiens, Jasione crispa* und *Ornithogalum concinnum* auch die Endemiten *Silene elegans, Festuca herminii, Centaurea rothmaleri.*

3.2. Glaziale Seen

Sie sind durchwegs oligotroph mit geringem Schwebstoffanteil und hoher Strahlungsdurchlässigkeit. Die kleineren, in den Sommermonaten z. T. austrocknenden Seen weisen besonders in flachen Litoralzonen starke Temperaturänderungen im Tagesgang auf. Bei vorhandenem Phytoplankton und submersem Pflanzenwuchs kommt es zu hoher Sauerstoff-Freisetzung und -konzentration, zumal der Sauerstoffverbrauch infolge des oft minimalen Prozentsatzes an organischem Material in den Bodensedimenten sehr gering ist. Sampaio (1910) erwähnt in einer kurzen Artenliste die markantesten Pflanzenvertreter der zahlreichen kleinen Seen um die Lagoa Comprida: *Antinoria agrostidea natans, Ranunculus lusitanicus* und *ololeucos, Drepanocladus fluitans, Potamogeton natans, Fontinalis antipyretica* und in der kleinen Lagoacho das Favas den noch heute gedeihenden prächtigen Bestand des Fieberklees (*Menyanthes trifoliata*), einem postglazialen Florenrelikt, von denen das Plateau mehrere besitzt (z. B. *Gentana lutea, Epilobium anagalli difolium, Malus sylvestris, Betula pubescens*).

Schieferzone des oberen Mondego-Zézere

Die Heiden des Granits treten auf den extrem armen Calveroböden des Schiefers zugunsten unterschiedlich dichter Macchien aus *Cistus crispus* und *ladanifer, Chamaespartium tridentatum* stark zurück. Häufig sind sie mit eintönigen Pinusforsten bestockt. Die wenigen herpetologischen Daten aus diesem Gebiet werden in die weiteren Untersuchungen nicht mit einbezogen.

Die hier dargestellte Abgrenzung einzelner Regionen nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten wird desweiteren bei der Habitatbeschreibung der einzelnen Amphibien- und Reptilienarten übernommen. Den Habitaten (A) werden folgende Abkürzungen zugeordnet:

A_1: Holco-Quercetum pyrenaicae (1.1./1.2./1.3./ gelegentlich 1.4./1.5.): bis 1200 m, ausnahmsweise 1400 m. Strukturen: Cascalheiras, Legesteinmauern, terrassierte Kleinwiesen, Bachläufe mit Brunnenbecken.

A_{2a}: Lavandula-Cytisetum (1.4.): (1000) 1200—1500 (1600) m.

A_{2b}: Junipero-Ericetum (1.5./3.2.): 1400—1600 (1700) m;
Strukturen im „Giestal": Bachläufe mit Auskolkungen, Felsburgen, Saibro-Flächen.

A_3: Lycopodium-Juniperetum (2.1./2.2./3.1./3.2.): 1600—1800 (1900) m;
Strukturen im „Zimbral": Fels, Schuttdecken, Seen, Bachläufe mit tiefen Kolken.

A_{4a}: Cervunal séco (2.2.1.): 1500—1900 m.

A_{4b}: Cervunal húmido (2.2.2./3.1./3.2.): 1500—1900 m. Strukturen in den „Cervunais": erratische Blöcke, Blockhalden, mäandrierende, kolkreiche Bäche mit Bewuchssaum der für A_{2b} und A_3 typischen Büsche. Die Cervunais sind sehr charakteristische, großflächige Strukturelemente der A_3, A_5, ausnahmsweise auch der A_{2b} Habitate.

A_5: Arenario-Cerastietum (2.3./3.1./3.2.): 1800—1991 m.
Strukturen im „Arrelvado": Seen, Felsgruppen, Quellbecken, Bachläufe.

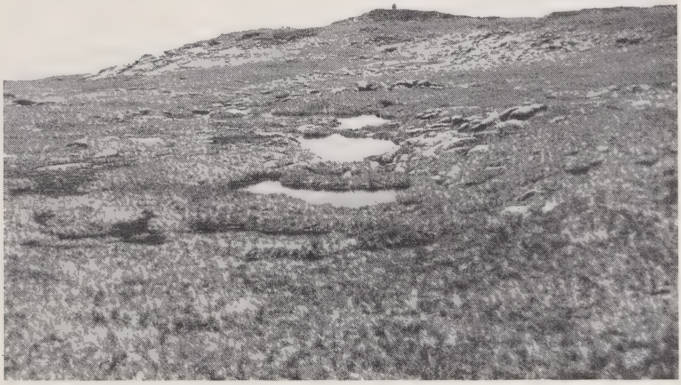


Abb. 9: Schlenken im Arenario-Cerastietum (Arrelvado) im Gipfelbereich des West-Torre (A_5; 1900 m): *Lacerta monticola*, *Triturus marmoratus*, *Rana iberica*, *Rana perezi*.

Der Einfluß des Menschen auf die Habitate

Mit großer Sicherheit können wir davon ausgehen, daß bereits in präromanischer Zeit große Teile des Waldkleides der Serra da Estrela vernichtet wurden. Die Waldreste und Sekundärmacchien, besonders der Giestal dienten und dienen noch heute in extensiver Form der Brennholznutzung und Streugewinnung, die Plateauflächen als Schafweide. Die Wolle der Wanderschafe bildet die Grundlage für die zahlreichen Wollspinnereien und -webereien von Seia, Gouveia, Loriga und insbesondere Covilhã.

Die zahlreichen Dörfer, die sich wie ein Kranz um das Gebirge ziehen, liegen fast durchwegs zwischen 500 und 800 m hoch. Sie sind landwirtschaftlich geprägt. Häufig — besonders im Gebiet von Loriga — sind die das Dorf umgebenden Bergflanken in einem ungemein dichten Netz bewässerter Terrassen gestuft, wo vornehmlich Mais-, Gerste- und Kartoffelanbau in Subsistenzwirtschaft betrieben wird. Dazwischen befinden sich periodisch berieselte Bergwiesen (lamas) zur Gewinnung von Viehfutter und Brachflächen mit altersbedingt unterschiedlichen Sukzessionsfolgen. Die Bachufer sind mit Lesesteinmauern befestigt, von Kiefern, Eichen, Erlen, Ulmen, Edelkastanien, Pappeln und Ölbäumen, sowie dichten Hecken (*Rubus*, *Lonicera*, *Crataegus*, *Viburnum*, *Sambucus*) begleitet. Bis weit oberhalb des Bewässerungsbaus (besonders bei Sabugueiro) trifft man noch auf wenig ertragreiche temporäre Winterroggenfeldchen, die als kleine Stücke (raças) mitten im Giestal oder der *Halimium*-Macchia herausgerodet wurden.

Sabugueiro (1050 m) ist die einzige Dorfsiedlung oberhalb 1000 m, wenn wir von Guarda im äußersten Nordosten absehen; neben dem kleinen Weiler Covão de Santa Maria (1100 m) am oberen Mondego und den Streuhöfen von Mogo-Sarnadas (1000—1100 m) finden sich nur noch relativ junge Ferienhauskolonien bei den Penhas Douradas (1350—1500 m) unweit der Wetterstation, und das Wintersportzentrum Penhas da Saúde (1500—1600 m) mit Sommer-Ferienhäuser in diesen Höhen.

Wenn auch die anthropogene Beeinflussung der Hochestrela nicht durch eine Dauerpräsenz des Menschen in Form von Siedlungen und großflächiger Agrarwirtschaft geprägt wird, so sind ihre Spuren doch allgegenwärtig. Die Vegetationsdecke wird dank ihrer erstaunlichen Regenerationskraft durch die von Hirten periodisch gelegten Brände im Zustand einer Sekundärmacchie gehalten; in günstigen Lagen entstanden triftenartige Weidegründe.

Zahlreiche, von Bächen durchflossene Seebecken wurden zum Zwecke der Elektrizitätsgewinnung und Trinkwasserversorgung aufgestaut. Dadurch gingen ökologisch wertvolle moorige Randzonen verloren. Durch Salmonidenbesatz werden diese größeren Stauseen als Amphibien-Laichgewässer zunehmend bedeutungsloser. Seit schließlich eine Straße über das gesamte Hauptplateau (Covilhã — Seia) mit einer Verbindung nach Manteigas und eine zweite von Manteigas nach Gouveia führt, sind alle touristisch interessanten Punkte bequem und leicht erreichbar.

Weniger der Skibetrieb als der Sommertourismus hat in den ökologisch hochwertigen Cervunais um Penhas da Saúde zwei umfangreiche Feriensiedlungen entstehen lassen, die nicht nur ästhetisch abstoßend sind, sondern wegen ihrer stark expandierenden Tendenz und den wild lagernden Rückständen die sehr empfindlichen orealen Feuchtbiotope schon heute beträchtlich stören.

Die Serra da Estrela steht zwar im Rang eines „Parque Natural", ohne daß mit dieser terminologischen Regelung irgendeine Form von infrastruktureller Planung, in der ökologisches Gedankengut wirksam geworden wäre, zu erkennen ist. Es ist nicht nur zu fürchten, daß die Biotope zwischen Penhas da Saúde und dem Torre ein Opfer der wachsenden touristischen Aktivitäten, der Vermarktung durch Bodenspekulanten und der behördlichen Indifferenz werden, sondern auch Bereiche um den Lagoa Comprida und des Vale Rossim.

Die Hochestrela erfüllt alle ökologischen Voraussetzungen für einen Nationalpark von europäischem Rang. Es ist höchste Zeit, diesen Etikettenwechsel zu vollziehen, die stationären touristischen Einrichtungen in abgegrenzte Flächen der Randbezirke des Parks zu verbannen und eine effektive Überwachung des Schutzraumes zu gewährleisten. Nicht zuletzt soll — wie auf dem botanischen Sektor bereits geschehen (Silva et al. 1980) — der nachfolgend beschriebene Reichtum der Herpetofauna der Estrela dazu beitragen, den Wert des Gebirges auch faunistisch zu verdeutlichen.

Die Herpetofauna der Serra da Estrela

Zwar wird die Serra da Estrela im Zusammenhang mit dem Endemiten *Lacerta monticola* in der herpetologischen Literatur häufig erwähnt (ausführlich z. B. in Cyrén 1933; Crespo & Cei 1975); darüber hinaus ist über das Verbreitungsmuster der einzelnen Arten, über ihre Ökologie, über ihre durch das Hochgebirgsklima im Vergleich zu den artgleichen Populationen des übrigen Landes stark abgewandelte Aktivitätsrhythmik nahezu nichts bekannt; es liegen weder aussagekräftige morphognostische noch demökologische Untersuchungen vor. Crespo (1971, 1972, 1975) subsummiert alle bis dahin bekannten, fast durchweg nur mit der Angabe „Serra da Estrela” versehenen Fundortdaten und stellt in einer Liste (Crespo 1974) für das Gebirge — allerdings für sämtliche Höhenzonen zwischen 500 und 1991 m — 11 Amphibien- und 11 Reptilienarten zusammen. Hopkins (1974) gibt einen Bericht über eine herpetologische Exkursion in das Gebiet von Penhas da Saúde und Pérez-Mellado (1981) befrachtet den *Podarcis hispanica*-Komplex mit einer weiteren Subspecies, die er in diesem Gebirge gesammelt hat. Malkmus (1979a, b, 1981a, 1984b) bringt Daten zur Vertikalverbreitung, sowie zur Ökologie und zum Aktivitätsrhythmus einiger Arten. Die nachfolgenden Ausführungen befassen sich, unabhängig von einigen Bemerkungen zum Verhalten, zur Merkmalsvariation und Fortpflanzungsbiologie einzelner Arten, vornehmlich mit der Verbreitung des Artenspektrums der Herpetofauna des Gebirges oberhalb 1000 m. Die Untersuchungen erfolgten zwischen 1977 und 1982 auf 24 Tages-Exkursionen in den Monaten Januar, März, April, Mai, Juni, Juli, August und Dezember.

Amphibia

Caudata

Salamandridae

Chioglossa lusitanica Bocage, 1864

Dieser charakteristische Bewohner der Waldtäler der niederschlagsreichen (< 1000 mm Jahresniederschlag) nordwestiberischen Gebirge wird ohne nähere geographische Bezeichnung bereits von Ferreira & Seabra (1911) als Bewohner der Serra da Estrela erwähnt. Arntzen (1981) zitiert eine Angabe von A. Gilbert (pers. Mitt. 1978), derzufolge *Chioglossa* in einer feuchten Waldschlucht im Bereich des Poço do Inferno oberhalb Manteigas vorkommen soll (1100 m). Intensive Nachforschungen durch Arntzen und mich konnten jedoch keinen erneuten Nachweis erbringen. Inzwischen berichtete mir Gilbert (pers. Mitt. 1983) sogar von Vorkommen in Quellbächen unterhalb der Penhas Douradas in 1200 m Höhe. Beide Fundpunkte wären nicht nur die höchsten, sondern auch die am weitesten nach Osten vorgeschobenen des Landes. Die nächstgelegenen bekannten *Chioglossa*-Populationen beherbergt die westliche Serra da Gardunha (Malkmus 1983). Sie bewohnen dort Bachläufe in der Schieferformation, wie sie auch typisch für die Westhänge der Estrela unterhalb 800 m zwischen Vasco Esteves und Valezim sind.

Salamandra salamandra gallaica **Seoane, 1884**

A_1: Poço do Inferno (1075 m); unterhalb Pousada de São Lourenço (1050 m; 1075 m).
A_2: Hopkins (1974): um Lagoa Viriato (ca. 1500 m.). — Vale Rossim (1560 m); Cargo das Mós (1520 m; 1425 m); Rib. das Cortes (1400—1450 m); Rib. de Aldeia do Carvalho (1440 m). Bosch (pers. Komm.): nördlich Poios Brancos (1500 m).

A_{4b}: Bosch (pers. Komm. 1982): Nave de Santo António (1600 m).
$A_{3,5}$: zwischen Rodeia Grande und Fonte dos Perús (1870 m).

Die zahlreichen, z. T. disjunktiven Verbreitungsinseln dieser silvikolen Art, besonders in der alentejanischen Kultursteppe und auf den degradierten Flächen der Provinz des Oberdouro weisen ebenso wie ihr Vorkommen oberhalb der heutigen Baumgrenze darauf hin, daß Portugal vor der Besiedelung durch den Menschen ein weitgehend geschlossenes Waldkleid besessen haben muß. Diese Reliktpopulationen haben sich an solche Mikrohabitate offensichtlich hervorragend angepaßt und lassen morphologische Differenzierungen erkennen, die bereits über das Niveau bloßer Ökotypen hinausgehen (z. B. *Salamandra salamandra* (*gallaica*) *crespoi* Malkmus, 1983).

Im gesamten Waldgürtel, insbesondere auch im terrassierten Kulturland unterhalb 1000 m ist sie eine häufige Erscheinung. Bevorzugt setzt sie hier ihre Larven sympatrisch mit *Triturus boscai* und *marmoratus*, sowie *Alytes obstericans boscai* in „albercas" mit üppiger submerser Vegetation ab.

Beachtenswert sind die relativ zahlreichen Fundorte aus dem Giestal, wo sie entlang der felsblockreichen Bachläufe, besonders an Quelladern und Quellbecken, in die sie auch ihre Larven absetzt, erscheint. In einem Quellbach der Loriga-Baches, der von einem Zimbralfragment begleitet wird, finden sich noch Larven zusammen mit Quappen von *Bufo bufo* in der subalpinen Region des Arrelvado (1870 m). Wenngleich diese Larven nicht in einem der glazialen Seen vorgefunden wurden, so besteht doch eine große Ähnlichkeit des Lebensraumes dieses Gebietes mit dem der *Salamandra salamandra almanzoris* Population in der zentralspanischen Sierra de Gredos in 2000 m Höhe. Während die Hauptaktivitätszeit der Adulti bis hinauf in den unteren Giestal mit Beginn der Regenzeit im Oktober/November synchron mit der der anderen Populationen des Landes einsetzt und meist bis Ende Dezember währt, kommt es bei den Tieren im und oberhalb des des A_3-Bereiches zu einer ausgedehnten Winterruhe. Einige Beobachtungen weisen darauf hin, daß in der Waldzone in milden Wintern eine Hibernation überhaupt nicht stattfindet.

Aus der Hochestrela oberhalb 1000 m sind leider nur 7 Adulti bekannt (4 befinden sich in meiner Hauptpräparate-Sammlung unter den Nummern 97/98 und 101/102). Zusammen mit 10 weiteren Exemplaren des tiefer liegenden Berglandes zeichnen sie sich durch die relativ hohe populare Variabilität der Zeichnungsmuster aus, allerdings nicht in dem für portugiesische Salamander, selbst aus weitaus kleinflächigeren Regionen, bekannten Ausmaß. Besonders die aus den *Pinus*wäldern und Kastanienselven zwischen Covilhã — Unhais — Alvoco, sowie nordöstlich Manteigas und bei Famalicão gefundenen Tiere zeigen einen weitgehend auf den Kopfbereich reduzierten Rotanteil, eine stark zerstückelte dorsale Parallelbänderung, die bei einem Tier zu einem zweifach unterbrochenen Medialstreifen zusammengeflossen ist. Die Lateralfleckung reicht von ausgeprägter Barrenzeichnung (unterhalb Pousada, 1075 m) über breitflächig grobe

Bänderfiguren bis zu deren Auflösung zu Punkt- und Schnörkelelementen (besonders an den Westhängen des Gebirges). Die besonders bei Salamandern südlich des Tejo, aber auch bereits bei jenen der Estremadura und in den westlichen Ausläufern des Scheidegebirges (Serra de Lousã) auftretenden Ozellierungen und Verschnörkelungen der Zeichnungsmuster fehlen allerdings ganz. Bei zwei Tieren aus dem Giestal, die ich am 27. 12. 1978 unterhalb Penhas da Saúde fand, besteht das Muster aus irregulär verstreuten, kreis- bis eirunden Flecken. Adulti oberhalb 1500 m sind leider nicht bekannt.

Die Estrela-Salamander weisen — sofern die wenigen Exemplare einen Vergleich erlauben — besonders in Relation zu denen der südlichen Landesteile eine geringere durchschnittliche Körpergröße, eine variationsärmere Ausprägung der Zeichnung und im Vergleich zur typischen *gallaica*-Rasse einen weniger dominierenden Rotanteil der Flecken auf.

Pleurodeles waltl Michahelles, 1828

Crespo (1971, 1974) erwähnt den Rippenmolch ohne nähere geographische Lokalisierung für die „Serra da Estrela". Diese Angabe kann sich nur auf periphere Zonen des Gebirges beziehen, wo ich am 29. 12. 1978 ebenfalls ein Exemplar bei Vale Formoso (550 m) fand. Der höchstgelegene derzeit bekannte Fundort in Portugal wurde aus der östlich der Estrela gelegenen Serra de Opa in nur 600 m Höhe (Malkmus 1979b) gemeldet.

Triturus marmoratus (Latreille, 1800)

A_3: Crespo (1975a): um Lagoa Comprida (1600 m): 4. 11. 1971; 25. 10. 1972. — Lagoa Serrano (1800 m); kleine Seen nördlich Torre (1790 m).
A_{4a}: West-Torre (1870 m; 13. 8. 1980, ♀).
A_{4b}: Lagoa Séca (1620 m). Bosch (pers. Mitt. 1982): Nave de Santo António.
A_5: Nordwest-Torre (1930 m: Quelltopf); West-Torre (1940 m: Tümpel; 4. 6. 1982).
Erstmalig wird dieser Molch von Sequeira (1886) für die Estrela genannt.

Bewohnt diese Art schon die unterschiedlichsten Habitate des planaren und collin-submontanen Portugal, so wird seine hohe ökologische Valenz besonders durch die weite Spanne seiner vertikalen Verbreitung verdeutlicht, stößt er doch bis zu den obersten schlenkenartigen Quelltöpfen im Gipfelgebiet des Torre vor. In den meisten Habitaten des Landes zeigt sich *Triturus boscai* in Stetigkeitskonstanz und Dominanz *marmoratus* überlegen (Malkmus 1984a). Wo sich die ökologischen Bedingungen jedoch für Urodelen zunehmend verschlechtern, schlägt diese Relation zugunsten von *marmoratus* um, wie auf dem Estrela-Plateau, im Alentejo, im Fátimakarst oder in Distrikten des Oberdouro. Eigentümlich ist nun, daß *marmoratus* in den Seen und Bachkolken des Plateaus zur Laichzeit relativ häufig ist, im gesamten Gebirge unterhalb 1600 m jedoch bis heute keine Nachweise über sein Vorkommen existieren. Zwar fehlen auch für

Triturus boscai unterhalb 1600 m Angaben, doch erscheint dieser kleine Verwandte unterhalb 1000 m — vornehmlich in den „albercas" an den Westhängen des Gebirges — wieder sehr häufig.

Der fast durchwegs sehr große, massige, breitköpfige Marmormolch der Hochestrela mit einer ausgeprägten Tendenz zur Eliminierung des Grünanteils im Farbkleid zugunsten von schwarz ist zweifellos nur eine Lokalvariation ohne taxonomische Relevanz, wie sie uns fast übereinstimmend auf anderen portugiesischen Bergplateaus begegnet (z. B. Serra de Montemuro, Serra do Caramulo, nordöstliches Tràs-os-Montes). Zudem ist die Polytypie dieser Art immer noch umstritten, da die Validität der südiberischen *pygmaeus*-Form einer Überprüfung bedarf.

Ein Pärchen aus dem Tümpellabyrinth des Cervunal húmido der Lagoã Séca wies folgende Maße auf (♂, ♀): Körperlänge 65 mm, 79 mm; Schwanzlänge 67 mm, 80 mm; Gesamtlänge 132 mm, 159 mm; Kopfbreite 16 mm, 15 mm; maximale Schwanzhöhe 18 mm, 15 mm; Länge des Kloakenspalts 7 mm, 4 mm.

Der Gewässeraufenthalt dürfte von Ende April/Mai bis November/Dezember währen. Am Torre (1930 m) traf ich am 13. 8. 1980 mittelgroße Larven in einem *Sphagnum*-Quelltopf an. Unter den Tümpeln und Seen bevorzugt *marmoratus* solche mit üppigem Pflanzenwuchs. Er hält sich dort gerne unter lockeren Schwimmblatteppichen im oft stark erwärmten Uferbereich sympatrisch mit Larven von *Hyla arborea molleri*, *Alytes obstetricans boscai* und *Rana perezi* auf.

Triturus boscai (Lataste, 1879)

A_3: Quellbach nördlich Lagoa Comprida (1600 m); Quellbach des Rib. do Covão do Urso (1660 m).
A_{4a}: West-Torre (1870 m).
A_{4b}: Lagoa Séca (1620 m), Bosch (pers. Mitt. 1982): Nave de Santo António (1600 m).
A_5: Crespo (1975): Fonte dos Perús (1850 m).
Erstmals wird er von Sequeira (1886) für das Gebirge erwähnt.

Wie bereits erläutert, tritt *Triturus boscai* im Kulturland an den Westhängen des Gebirges in hoher Abundanz auf, innerhalb unseres Untersuchungsgebietes jedoch erst zwischen 1600 und 1870 m Höhe und in sehr kleinen Populationen.

In der Regel zeigt *Triturus boscai* durchwegs eine höhere Individuendichte, wenn er sympatrisch mit *marmoratus* ein Gewässer besiedelt (vgl. Malkmus 1984a, b). Wir wissen zur Ökologie beider Molcharten viel zu wenig, um eine Begründung dafür angeben zu können, weshalb sich das Abundanzverhältnis beider Arten auf dem Estrela-Plateau ins Gegenteil verkehrt.

Der Wassermolch bewohnt die kleinen Glazialseen, aber auch die Quellbäche. Seine Aktivitätszeit dürfte weitgehend mit der seines größeren Verwandten übereinstimmen.

Die meisten Exemplare zeichnen sich durch eine intensiv orange- bis tiefrote Ventral- und Kehlfärbung aus. Während die Kehle häufig von feinen schwarzen Punkten übersät ist, treten diese auf der übrigen Unterseite nur sporadisch, mehr zu den Flanken hin auf.

Salientia

Discoglossidae

Alytes obstetricans boscai Lataste, 1879

A_{2a}: Vale Rossim (1390 m); Penhas Douradas (1425 m).
A_{2b}: Poios Brancos/Penhas da Saúde (1430—1550 m)
A_3: Hopkins (1974): um Lagoa Viriato (ca. 1500 m). — Lagoa dos Cántaros (1640 m); um Lagoa Comprida (1600—1790 m); Quellbach des Rib. do Covão do Urso (1660 m); Lagoa Serrano (1800 m); Lagoa do Covão das Quilhas (1810 m).
A_{4b}: West-Torre (1860—1875 m).
$A_{5(3)}$: südlich Lagoa Comprida (1850 m).
A_5: östlich Fonte dos Perús (1840 m); Nordost-Torre (1960 m, kleines Staubecken der obersten Zézere-Quellenader).
Erstmals wird diese Art von Vieira (1887) für die Serra da Estrela genannt. Crespo (1971) fand sie auf der Straße zwischen Lagoa Comprida und Serra do Desterro.

Die als *Alytes obstetricans boscai* subspezifisch von der Nominatform abgetrennte iberische Rasse ist ein typischer Vertreter des niederschlagsreichen nordwestportugiesischen Berg- und Hügellandes. Bereits südöstlich der Serra da Estrela, im Hinterland von Castelo Branco — noch nördlich des Tejo — wird diese Art durch die an konträr entgegengesetzte ökologische Bedingungen adaptierte *Alytes cisternasii* vertreten.

Im bewässerten und terrassierten Kulturland ist *Alytes obstetricans boscai* an den unteren Berghängen und in den Flußtälern eine häufige Erscheinung, doch fehlen bisher Angaben über ihr Vorkommen in A_1. Oberhalb 1400 m tritt er in teilweise starken Populationen und großer Bestandsdichte bis in den Gipfelbereich des Torre auf. Hier fand ich am 13. 8. 1980 Quappen in allen Entwicklungsstufen, so daß davon ausgegangen werden muß, daß die Metamorphose eines hohen Prozentsatzes erst in den letzten Monaten des Jahres abgeschlossen wird und überwinternde Tiere zu erwarten sind. Seine Larven findet man regelmäßig ab Mai sympatrisch mit solchen von *Rana iberica* und *Rana perezi* in kleinen Glazialseen und Bachläufen mit geringem Gefälle, insbesondere in Auskolkungen und Quellbecken. In niederschlagsarmen Sommern trocknen jedoch zahlreiche flache Kleinseen, wassergefüllte Felswannen und Bachläufe aus. Die dabei entstehenden Larvenverluste sind hoch, wie ich am 26. 8. 1978 in Gewässer zwischen Lagoa Comprida und Lagoa dos Cântaros beobachten konnte. Hopkins (1974) fand Mitte Juli 1971 Männchen mit Eipaketen im Bereich des Lagoa Viriato.

Neben den Larven sind es die unverwechselbaren akustischen Signale, durch die dieses sehr versteckt lebende Tier seine Anwesenheit verrät. Während sich die maximale Rufaktivität der Geburtshelferkröte in den tieferen Regionen zwischen Februar und Juli (Crespo 1981) entfaltet, verschiebt sie sich in der Hochestrela in die Monate Mai bis August. Zu dieser saisonalen Abweichung kommt noch eine solche der circardianen Rhythmik: während die Rufaktivität der Populationen unterhalb der Orealgrenze — ausgenommen einige Einzeltiere — durchwegs erst mit Einbruch der Dämmerung einsetzt, konnte ich im Mai 1977 am Lagoa Comprida gegen 12 Uhr und im kaum vegetierten Blockwerk um den Stauteich am Torre-Gipfel im Juni 1982 Chorverbände bei intensiver Sonneneinstrahlung und einer Lufttemperatur von + 10 ° C beobachten. Die Rufdichte erreichte am Spätnachmittag (16—18 Uhr) ihr Maximum. Diese Verschiebung der Aktivitätsphase dürfte als „Anpassung an die klimatischen Bedingungen des Hochgebirges, wo tiefe Nachttemperaturen die akustische Aktivität häufig stark einschränken, bzw. zum Erliegen bringen" (Malkmus 1984b) zu deuten sein.

Unter den exogenen Faktoren, die die Rufaktivität auslösen, scheinen Helligkeitsänderungen wenig Bedeutung zuzukommen. Die Tagchöre wirken nämlich akustisch keineswegs schwächer als die in der Nacht vorgetragenen; woraus zu schließen ist, daß die Tiere tagsüber nicht etwa in tieferen und damit abgedunkelten Bereichen ihrer Verstecke rufen.

Discoglossus pictus **Otth, 1878**

In der Serra da Estrela wurde diese Art bisher lediglich im unteren Peripherbereich in nur 540 m Höhe zwischen Seia und Sâo Romão gefunden (Malkmus 1981a). Dies ist insofern eigentümlich, als sie sich keineswegs als kälteempfindlich erweist und in anderen Gebieten eine beachtliche vertikale Verbreitung aufweist; so steigt sie in Spanien bis 1800 m (Andrada 1980) und an ihrer südlichen Verbreitungsgrenze im Hohen Atlas, wo sie ein typischer Begleiter rasch fließender kalter Bergbäche ist, bis 2600 m (Malkmus 1981c) hoch.

Pelobatidae

Pelobates cultripes **(Cuvier, 1829)**

Ohne nähere geographische Bezeichnung wird dieser im planaren und collinen Portugal weit verbreitete Froschlurch von Ferreira (1892) und Crespo (1971, 1974) als Faunenelement der „Serra da Estrela" bezeichnet. Aufgrund der ökologischen Ansprüche dieses urtümlichen Grabfrosches und seines Verbreitungsmusters in Portugal (Malkmus 1984b) können sich diese Angaben nur auf Marginalbereiche der östlichen und südlichen Ausläufer der Estrela beziehen.

Bufonidae

Bufo bufo / spinosus **Komplex**

A_1: Manteigas-Pousada (1150 m).
A_{2b}: oberer Zézere (1200 m); unterhalb Penhas da Saúde (1325 m); Penhas da Saúde-Poios Brancos (1550 m).
A_3: Hopkins (1974): Lagoa Viriato (ca. 1500 m); Crespo (1975 a): Lagoa Comprida (1600 m).
A_{4a}: zwischen Torre und Comprida (1850 m).
A_5: zwischen Fonte dos Perús und Rodeio Grande (1870 m).

Im gesamten Untersuchungsgebiet zeigt die in Portugal in den unterschiedlichsten Habitaten präsente Kröte ungeachtet ihres hohen Maximums der Vertikalverbreitung eine durchwegs dünne Besiedlungsdichte. Ende Mai 1977 fand ich neben von Wasserschimmel befallenen Laichschnüren Larven in kolkreichen, durch Nardus-Triften mäandrierenden Quelladern des Loriga-Baches.

Bufo calamita **Laurenti, 1768**

A_{2b}: oberhalb Rossim (1630 m).
A_5: Südwest-Torre (1935—1950 m).

Für die vermutlich nordöstlichen Teile des Gebirges zwischen Manteigas und Guarda ist die Kreuzkröte schon lange bekannt: Ferreira (1892), Nobre (1903), Crespo (1971, 1974). Obwohl gerade im gesamten östlichen Portugal in starken Populationen weit verbreitet, scheint auf dem Estrela-Plateau noch seltener zu sein als die Erdkröte. Bei der starken Vagilität der Tiere dürfte es sich allerdings nicht um Isolate handeln. In flachen, vegetationslosen Felswannen des Arrelvado fand ich am 4. 6. 1982 im Gipfelbereich des Torre frisch abgelegte Laichschnüre.

Hylidae

Hyla arborea molleri **Bedriaga, 1890**

A_3: an 3 kleinen Seen nördlich der Lagoa Comprida, darunter der Lagoacho das Favas (1650 m); nördlich Torre (1790 m); Nordost-Rodeio Grande (1800 m).
A_{4b}: Quellplateau des Rio Zézere im Bergkessel der Cântaros (1625 m). Crespo (1975 a) fand ihn im Bereich des Lagoa Comprida.

Mit Ausnahme der oben genannten Funde und eines solchen im oberen Corges-Tal (680 m) bei Teixoso wurde diese iberische Subspecies aus keiner weiteren Region des Gebirgskomplexes gemeldet. Die auffallend individuenstarken, auf die Zimbralzone zwischen Lagoa Comprida und dem Zézere-Quellgebiet beschränkten Populationen müssen als Isolate eingestuft werden, zumal auch aus dem weiteren Umland des Gebirges nur einige Einzelfunde älteren Datums vorliegen (Crespo 1971).

Präferenz-Habitate auf dem Plateau sind kleine, in windgeschützten Rundhöcker-Wannen liegende, stark vegetierte Seen. Sie werden von Blockwerk, teils dichten, bis mannshohen Juniperusgestrüppen, Naßwiesen des Junco-Spagnetum compacti und einem etwa 50 cm breiten, immerfeuchten Moosgürtel mit kurzwüchsigen *Carex-Juncus*-Beständen gesäumt. Insbesondere der Moosrand und die Baumheide und spitznadeligen Wachholdersträucher bilden den bevorzugten Aufenthaltsraum der Frösche.

Die Hauptlaichzeit fällt in den Monat Mai. Ähnlich wie die Geburtshelferkröte entfaltet der Laubfrosch seine maximale Rufaktivität während der Mittags- und Nachmittagsstunden. Merkwürdig mutet es den Beobachter an, wenn er noch Ende August in einer Landschaft, die mehr an Skandinavien als an die Mediterranis erinnert, bei intensivster Sonneneinstrahlung zur Mittagszeit plötzlich das scharfe Stakkato der Rufreihe eines Laubfrosches vernimmt.

Die ersten Jungfröschchen fand ich Anfang August am oberen Zézere. Bis spät ins Jahr hinein trifft man ihn noch außerhalb seines Winterquartiers, so Crespo (1975) am 4. 11. 1971 an Seen der Lagoa Comprida.

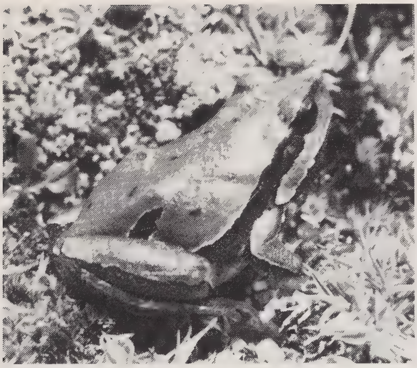
Neben laubgrünen Tieren begegnet man auch häufig stumpf olivgrünen mit irregulär dorsal verstreuten schwarzen Pünktchen. Der Flankenstreifen ist meist breit, schwarzbraun und mit einer feinen, aber sehr deutlichen gelben Strichumrahmung zum Grün hin abgegrenzt. Die Hüftschlinge ist in der Regel breit und hochreichend.

Ranidae

Rana iberica Boulenger, 1879

Obwohl in der Literatur kaum erwähnt (Ferreira 1892, Nobre 1903, Crespo 1975), ist *Rana iberica* die häufigste Amphibienart des Gebietes und als charakteristischer Begleiter der Bergbäche in sämtlichen Habitaten — mit einer Präferenz für A_3, A_{4b} und A_5 — bis in 1950 m Höhe am West-Torre anzutreffen. Besonders gerne sitzt sie zwischen Grasbülten am Rand von Bachkuhlen, Quellbecken, langsam fließenden, furkationsreichen Bachabschnitten der Cervunais, an Brunnenbecken in der Waldstufe, um bei der geringsten Beunruhigung, ähnlich wie *Rana perezi,* ins Wasser zu flüchten und unterzutauchen. Diese Gewässer bewohnen auch seine von weißen Pünktchen übersäten Larven. Aufgrund ihrer großen Dispersionsdichte im gesamten Gebiet — sie ist an nahezu allen Fließgewässern des Untersuchungsraumes anzutreffen — erscheint die Aufstellung einer detaillierten Fundortliste wenig sinnvoll.

Bemerkenswert ist nun, daß sie entlang der Seeränder völlig fehlt. Möglicherweise hat der Konkurrenzdruck, der von der dort in sehr starken Populationen auftretenden *Rana perezi* ausgeht, zur Verdrängung des kleineren Braunfrosches geführt; denn an hochgelegenen Seen, beispielsweise in der zentralspanischen



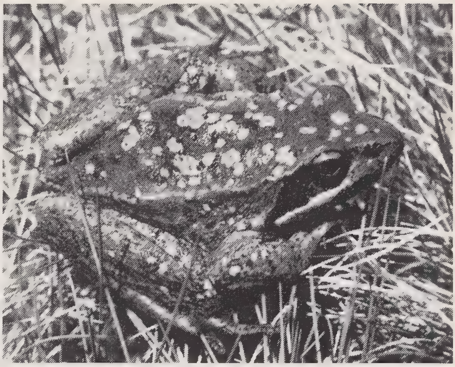


Abb. 10 (links): *Hyla arborea molleri* Bedriaga, 1890, Lago das Favas (A$_3$; 1650 m). — Abb. 11 (rechts): *Rana iberica* Boulenger, 1879, West-Torre (A$_5$; 1930 m).

Sierra de Gredos (Lagoa Grande, 2000 m), wo *Rana perezi* fehlt, erscheit *Rana iberica* wieder. Allerdings liegt hier keine strenge Habitatvikarianz zweier Arten, die einen gleichen geographischen Raum bewohnen, vor; denn die den ökologischen Ansprüchen der *Rana perezi* wenig entgegenkommenden Fließgewässer besitzen doch gelegentlich Strukturen, in denen kleine *Rana perezi* Populationen vereinzelt mit *Rana iberica* sympatrisch vorkommen (z. B. am oberen Rib. do Vale do Conde, 1650 m; Quellbach des Rib. das Cortes, 1550 m; Covão dos Conchos, 1700 m; West-Torre, 1930 m). *Rana iberica* scheint relativ kälteresistent zu sein: sie bewohnt sogar Gewässer am Rande von abschmelzenden Altschneefeldern; am 30. 12. 1979 fand ich bei geschlossener Schneedecke oberhalb 1800 m, heftigen Nebelsturm und nur + 4 ° C Lufttemperatur im Bereich der Lagoa Comprida (1600 m) auf einer *Nardus*-Wiese ein adultes Exemplar, das in einen Bach flüchtete.

Besonders im Arrelvado trifft man nicht selten auf Frösche, die zwischen den weit auseinanderliegenden Drüsenleisten, gelegentlich auch lateral auf mittelbraunem Grund einen mehr oder weniger dichten Besatz, rundlicher, teils ineinanderfließender, sehr lichtbrauner Schimmelflecken aufweisen. Die Unterseite ist oft tief kaffeebraun marmoriert und weist durchweg den charakteristischen hellen Kehlstreifen auf. Eine Schenkel-Querbänderung fehlt manchmal ganz. Die in alpinen Populationen mitteleuropäischer Braunfrösche oft sehr stark ausgeprägte Tendenz zu einer Häufung und Vergrößerung von Schwarzfleckigkeit konnte bei *Rana iberica* in der Hochestrela nicht festgestellt werden.

Rana perezi Seoane, 1826

A$_{2b}$: kleines Staubecken oberhalb Vale Rossim (1550 m).
A$_{3,4,5}$: wie *Rana iberica* in diesen Zonen sämtliche Bachläufe bewohnt, fehlt *Rana perezi* in kaum einem der Seen; zugleich besiedelt er einige Bachkolke und schlenkenartige Limnokrene bis in einer Höhe von 1930 m am West-Torre.

Auf sein Vorkommen in der Serra da Estrela wird von Vieira (1887), Ferreira (1892), Nobre (1903), Themido (1942) und Crespo (1971, 1974, 1975) hingewiesen.

Entsprechend dem fehlenden Angebot an stehenden Oberflächengewässern und dem zunehmenden Gefälle der Bäche unterhalb der 1500 m Isohypse befinden sich die *Rana perezi* -Populationen in einer montanen Isolation. Die starke Bindung der Iberischen Seefrösche an stehende Gewässer hat anders als bei *Rana iberica* eine punktuelle Verbreitung zur Folge. Seen, insbesondere jene, die infolge ihrer geringen Tiefe sich leicht erwärmen und mit einem ausgeprägten Phytal und Schwimmblatteppich ausgestattet sind, weisen meist sehr individuenreiche und polymorphe Populationen auf. Bestimmte Farb- und Zeichnungsmerkmale treten in den einzelnen Seen, wenn auch nicht ausschließlich, so doch in charakteristischer Weise dominant auf: so im Lagoa dos Cântaros (1640 m) stark verdüsterte Formen; in einem kleinen Stauteich oberhalb des Rossim (1550 m) lichtbraune, fast zeichnungslose; in den Comprida-Seen (1650 m) meist sehr dunkle, aber mit durchwegs hellgrünem Medialstreif.

Durch ihre starke Rufaktivität machen sich die Populationen schon von weitem bemerkbar. Geht man die Seeränder ab, so vernimmt man häufig einen pfeifenden Quiekton der ins Wasser springenden Tiere. Dies ist insofern bemerkenswert, als nach Stemmler-Gyger (1965) im Gegensatz zu marokkanischen Tieren die iberischen angeblich stets stumm ins Wasser flüchten.

Der Beginn der Hibernation wird je nach Witterungsbedingungen oft bis in den Winter hinein verschoben. So fand ich am 30. 12. 1979 in einem teils vereisten Bach unweit der Lagoa Comprida bei einer Wassertemperatur von nur + 3 ° C noch ein adultes Tier mit allerdings sehr verzögert wirkenden Bewegungsabläufen (Malkmus 1984b).

Reptilia

Anguidae

Anguis fragilis Linnaeus, 1758

A_1: Forststraße Manteigas-Poço do Inferno (1000 m): terrassierte Waldwiese.
A_{2b}: oberes Zézere-Tal (1340 m), neben Quellbach; etwas unterhalb, bereits im Kulturland fand sie Crespo (1972), ca. 1250 m.

Ihr Vorkommen in moorigen Habitaten auf offenen Berg-Plateaus (z. B. Serra de Montemuro, Serra do Gerês) deutet darauf hin, daß die Blindschleiche in der Serra da Estrela auch in höheren Lagen erwartet werden kann. Häufig erscheint sie allerdings auch im Bergland nicht, da wir uns in Portugal im südwestlichen Marginalbereich ihres weiten euroasiatischen Verbreitungsraumes befinden, mit der für Peripherzonen typischen Tendenz zum disjunktiven Zerfall des kontinuierlichen Areals.

Die Variabilität der Pileusbeschilderung zeigt sich vor allem in der unterschiedlichen Konstellation der Präfrontalia; bei den wenigen bisher untersuchten Tieren der Estrela berührten sich die Präfrontalia mit den Spitzen, gehören also dem B-Typus (sensu Dely 1981) an.

Lacertidae

Acanthodactylus erythrurus (Schinz, 1833)

Wir besitzen lediglich eine alte Angabe von Ferreira & Seabra (1911) über sein Vorkommen in der Serra da Estrela. Wer sein nächstgelegenes Habitat in der Serra da Gardunha (Crespo 1974, Malkmus 1983) kennt — ein schütter mit *Genista* und *Pteridium* bestandener Granitblock-Hang, an dem die Echse bis 700 m hoch steigt — weiß, daß es ähnlich geartete Biotope in der Estrela ebenfalls im A$_{2a}$-Typ gibt. Allerdings liegen alle bisher bekannt gewordenen *Acanthodactylus*-Fundorte mit Ausnahme der Gardunha-Population in Gebieten, die weniger als 900 mm Jahresniederschlag empfangen und tiefer als 700 m liegen (Malkmus 1984c). Sollte der Fransenfinger in der Estrela vorkommen, dürfte er am ehesten in dne östlichen, mehr im Regenschatten liegenden Gebirgsausläufern zu erwarten sein.

Lacerta lepida Daudin, 1802

A$_1$: unterhalb Penhas Douradas (1100 m), Cascalheira; oberhalb Poço do Inferno (1290 m).
A$_{2a}$: oberer Rio Alva (1350 m); Chão das Barcas, westlich Pousada (1330 m).
A$_{2b}$: Quellbach des Rib. das Cortes (1450 m); Fraga das Penas (1490 m); Hopkins (1974): Lagoa Viriato (ca. 1500 m); Cyren (1933): oberes Zézere-Tal (1500 m).
A$_3$: Crespo (1975a): Lagoa Comprida (1600 m).
Vieira (1887), Bedriaga (1889) und Themido (1942) geben sie für das Gebirge an.

Obwohl die Perleidechse in Südspanien bis in 2100 m Höhe steigt, überschreitet sie in der Estrela nur selten den Giestal-Gürtel. In diesem kommt sie nicht allzu selten vor, besonders dann nicht, wenn er sich aus sehr lückigen *Genista-Erica-Halimium*-Beständen auf weitflächigem Granit-Grus zusammensetzt. In solch lockeren Buschverbänden haben diese imposanten Echsen ein weites Blickfeld und flüchten aufgescheucht in der Regel zu einem der Felsblöcke, unter deren Auflagefläche sich ihre Fluchtröhre befindet.

Lacerta schreiberi Bedriaga, 1978

A$_1$: Poço do Inferno (1075 m); Quellbach des Rio Torto (1080 m); unterhalb Pousada (1100 m).
A$_{2a}$:Zuflüsse zum Barragem Vale Rossim (1450—1630 m).
A$_{2b}$: Vale Rossim (1400—1500 m); Rio Alva (1340 m); unterhalb Lagoa Comprida (1500 m); oberer Zézere (2500—1600 m), Hopkins (1774): Lagoa Viriato (ca. 1500 m);

Bosch (pers. Mitt. 1982): nördlich Poios Brancos (ca. 1500 m).
A_3: Lagoa Comprida (1650 m); Quellbereich Rib. da Candieira (1775 m). Cyrén (1933): oberes Zézere-Tal (1800 m).
A_{4b}: Quellgebiet des Zézere (1625 m).
Seoane (1884) meldet *Lacerta schreiberi* erstmalig für die Serra da Estrela.

Ihre größte Verbreitungsdichte besitzt diese sehr stark am Fließgewässer gebundene Eidechse im Giestal, besonders im Bereich des Vale Rossim und am oberen Zézere. Cyren (1933) fand sie „nirgends so häufig wie um den Lagoa Comprida". Oberhalb 1600 m wird sie deutlich seltener und begegnet uns im Zibral nur noch entlang von Bachläufen, die von einem hochwüchsigen Vegetationssaum (*Erica arborea*, *Genista*, *Pteridium* und Grasbülten) begleitet werden (vgl. Malkmus 1981 b). In besonders geschützten Bergkesseln steigt sie vereinzelt über 1600 m hoch, so im Ursprunggebiet des Rio Alva (1630 m) und im oberen Zézere-Cervunal, wo sie den Quelladern in den sehr steilen Cântaro-Flanken bis in 1800 m Höhe folgt. Ein sehr ähnliches Steilhang-Habitat mit *Echinospartum*-Bewuchs besiedelt sie etwas nördlich im Quellbereich des Rib. de Candieira.

Innerhalb des von ihr mit *Lacerta lepida* gemeinsam bewohnten Areals kommt es zu einer scharfen Habitats-Vikarianz beider Arten.

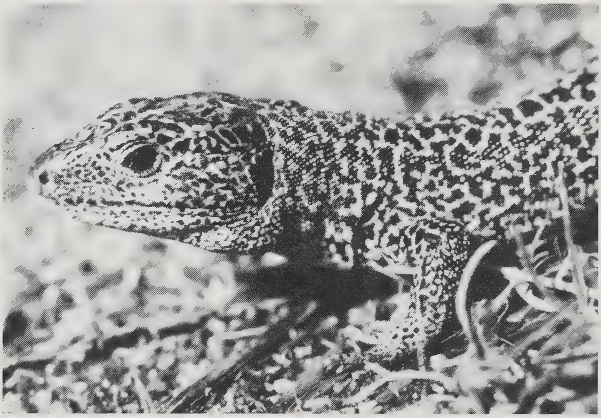


Abb. 12: *Lacerta schreiberi* Bedriaga, 1878, Vale Rossim (A_{2b}; 1550 m).

Lacerta monticola Boulenger, 1905

Neben *Lacerta monticola monticola* (S. da Estrela) kommen 3 weitere Unterarten ebenso isoliert in den Hochlagen iberischer Gebirsstöcke vor: *Lacerta monticola bonnali* in den Pyrenäen, *Lacerta monticola cantabrica* in den Kantabrischen Gebirgen, *Lacerta monticola cyreni* in der Sierra de Gredos und Guadarrama. Der Estrela-Endemit weist allerdings das weitaus kleinste, auf wenige Quadratkilometer eingeschränkte Areal auf, das vom Torre-Gipfel (1980 m) bis auf ca. 1450 m — Cyrén (1933) gibt 1300 m an — hinunter reicht und die $A_{2a,2b,3,4a,4b,5}$ Zonen umfaßt. Zwischen 1400 und 1500 m, ausnahmsweise auch bis über 1600 m — besonders ausgeprägt im Vale Rossim-Becken — treffen wir auf eine Überlappungszone von *monicola* mit den Arten der *Podarcis* Gruppe.

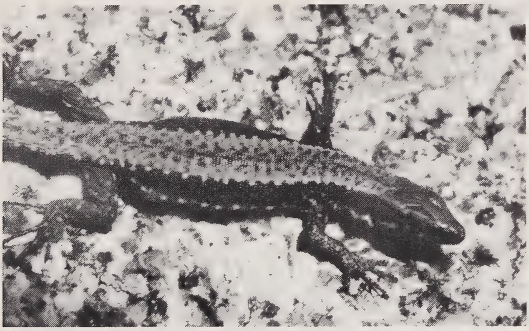


Abb. 13: *Lacerta monticola* Boulenger, 1905, Lago Serrano (A_3; 1800 m).

Präferenzgebiete von *Lacerta monticola* sind $A_{3,4b,5}$. Im Arrelvado mit seinem kontrastreichen Klimamosaik kommt es zu Mikrohabitaten mit erstaunlichen Populationskumulationen. Oft genügen durch Desquamation schalig abgelöste Oberflächenschichten der „lapas" als Schutzraum, in dem die Eidechsen Nacht und Regenperioden verbringen. In der weit strukturreicheren Zimbral-Zone können die nischenreichen Blockfelder, die sich bei Sonneneinstrahlung in kürzester Zeit stark erwärmen, die südseitigen Hänge von Seewannen und Bachtälchen, besonders wenn das Gefels teilweise von *Juniperus-Erica*-Beständen bewachsen ist, als Präferenzräume angesehen werden. Gerne hält sie sich — sofern *Lacerta schreiberi* noch nicht auftritt — entlang von Bachbetten auf, besonders wenn diese felsige Abschnitte aufweisen und von kurzgrasigen *Nardus*-Wiesen begleitet werden. Im Giestal besiedelt diese petrikole Eidechse nur größere, sehr lückig mit Niedervegetation bestandene Felsflächen und fehlt in der Waldregion ganz. Vermutlich bewohnte sie während des Würmglazials die Waldrandzonen und wurde postglazial, als das Arboreal sich auch vertikal rasch ausweitete, in die wenigen, nicht bewaldeten Orealregionen abgedrängt. Ihr heutiges Vorkommen im Zimbral und Giestal kann als junge Arelaexpansion als Folge der anthropogenen Waldvernichtung interpretiert werden.

Die beträchtliche Abundanz und Verbreitungsdichte von *Lacerta monticola* im Oreal hängt wohl damit zusammen, daß sie infolge fehlender interspezifischer Konkurrenz nahezu alle potentiellen Nischen besiedelt hat. Zudem ist das Nahrungsangebot ausreichend (vgl. Crespo & Cei 1975). In der Überlappungszone mit *Podarcis* könnte die stabile populare Sympatrie darauf zurückzuführen sein, daß von beiden Arten gewisse Habitatstrukturen bevorzugt bewohnt werden. *Podarcis* weicht auf weniger felsiges Gelände aus; die Besiedlungsdichte der unteren Verbreitungszone von *Lacerta monticola* ist zudem bedeutend geringer.

Der sehr häufige Ortswechsel und die große Unruhe der Gebirgseidechsen steht sicher im Zusammenhang mit der Thermoregulation des Körpers durch das Aufsuchen von optimalen Wärmenischen in dem sehr instabilen Temperaturmosaik der Hochgebirgshabitate. Die mäßig ausgeprägte Aggressivität der Männchen dient weniger dem Aufbau und der Erhaltung eines Territoriums als einer optimalen Verteilung der Individuen im gesamten zur Verfügung stehenden Lebensraum.

Die adulten Weibchen zeigen fast durchwegs dorsale Bißnarben unmittelbar vor den Hinterbeinen. Daraus ist zu schließen, daß das Männchen während der Kopula den Flankenbiß, der sich bei den Lacertiden phylogenetisch gegenüber dem vermutlich ursprünglicheren Nackenbiß erst später entwickelte, anwendet.

Habituell ist *Lacerta monticola* eine typische, robust gebaute und kälteresistente Mauereidechse. Man kann sie bereits im Bereich des Torre im März an ausgeaperten südexponierten Hängen innerhalb geschlossener Schneefelder in voller Aktivität beobachten. Auch in den Sommermonaten findet man sie im unmittelbaren Umkreis von „geleiras."

Das dorsale Farbkleid der Männchen zeichnet sich auf von grünfleckigen Flechten überwachsenen Felsen durch hohe somatolytische Wirkung aus: Pileus, Vorderrücken und Schwanz sind grün, die hintere Rückenhälfte bis zur Schwanzwurzel braun. Die Dorsalzeichnung weist eine große Vielfalt an tiefschwarzen Schnörkeln, Punkten, Ozellen und Bändern auf, die sich gelegentlich zu einem zernagt wirkenden Occipitalband ordnen. Die Kehle ist oft intensiv blaugrün, die Ventralseite grün — gelegentlich ist das Grün auf die Vorderbrust beschränkt — mit schwarzen Punkten.

Adulte Weibchen besitzen häufig ein sehr breites, den gesamten Rücken einnehmendes hellbraunes Band mit irregulären kaffeebraunen Punkten. Lateral schließt daran in scharf abgegrenzter Zähnung ein tiefbraunes Band an, das zum Bauch hin nach grau übergeht.

Die Beschilderung ist sehr variabel und beim Vergleich mit den zentralspanischen Populationen in keiner Weise für eine klare Abgrenzung der einzelnen Formen brauchbar. Cyrén (1933) schreibt zwar, daß die Internasale bei der Nominatform, im Gegensatz zu den anderen *monticola*-Formen, sich mit dem Rostrale meistens nicht oder nur in einem Punkt träfen. Tiere aus der Sierra de Gredos zeigen jedoch, daß gerade letztere Konstellation bei ihnen häufig anzutreffen ist.

Podarcis hispanica/bocagei Komplex

Ohne hier näher auf die infolge der stark fluktuierenden Variabilität der morphognostischen Merkmale weitgehend ungeklärte systematische Stellung und Validität der einzelnen bis heute beschriebenen Taxa einzugehen, werden drei Formen unterschieden: *Podarcis hispanica* Steindachner, die bis vor kurzem noch als Subspecies von *hispanica* betrachtete *Podarcis bocagei* Seoane und die erst 1981 von Pérez-Mellado (1981) abgetrennte *Podarcis bocagei carbonelli.*

Verbreitung dieser Formen im Untersuchungsraum:

Podarcis hispanica (Steindachner, 1870)

A_1: Quellbach des Rio Torto (1080 m); Pousada São Lourenço (1275 m).
A_{2a}: Fraga das Penhas (bis 1500 m).

Podarcis bocagei (Seoane, 1884)

A_1: oberhalb Poço do Inferno (1200 m).
$A_{2a,b}$: Saúde-Poios Brancos (1600 m); Crespo (1972): Mondeguinho (1400 m); Penhas da Saúde (1500 m). Die Angabe „unterhalb Fonte dos Perús" (1740 m) (Malkmus 1979b, 1981a) könnte auf einer Verwechslung mit einer semiadulten *Lacerta monticola* beruhen. Die Tatsache, daß sie in den übrigen Gebirgen Portugals sehr häufig bis in die Gipfelregionen vorstößt, in nordwestspanischen Gebirgen sogar bis 1900 m (Sierra de la Cabrera Baja), drängt die Annahme auf, daß sie in der Estrela dem Konkurrenzdruck der kräftigeren *Lacerta monticola* weichen mußte.

Podarcis bocagei carbonelli Pérez-Mellado, 1981

Pérez-Mellado (1981): Poço do Inferno (A_1: 1100 m); Penhas Douradas (A_2: ca. 1400 m); Manteigas, Sabugueira, Zézere (ohne nähere Angaben).

Psammodromus algirus (Linnaeus, 1758)

Ferreira (1893); Crespo (1972).
A_1: Manteigas-Pousada (1100 m).
A_{2b}: Quellgebiet des Rib. das Cortes (1420).

Der unterhalb 800 m in lichten Wäldern häufige Sandläufer ist oberhalb 1000 m nur von 2 Fundorten bekannt: von einer Cascalheira in Pousadanähe und am Übergang eines sehr hoch reichenden, lückigen *Pinus*-Bestandes zum durch Felsburgen und Saibroflächen sehr offenen Giestal im Ursprungsgebiet des Cortes-Baches.

Psammodromus hispanicus Fitzinger, 1826

Für die Serra da Estrela wird dieser kleine Verwandte der vorigen Art von Bedriaga (1889), Ferreira (1893) und Crespo (1972) ohne nähere Lokalisierung angegeben. Neuere Daten fehlen. Das heute bekannte Maximum seiner vertikalen Verbreitung in Portugal liegt bei 1050 m in der Serra de Nogueira (Malkmus 1984b), für ganz Iberien bei 1500 m. Da diese Echse ähnlich wie der Fransenfinger auf zahlreichen Felsenburgen-Hochflächen heimisch ist, wäre ein Vorkommen etwa bei den Douradas oder oberhalb des Poço do Inferno dem Habitatangebot entsprechend denkbar.

Scincidae

Chalcides chalcides striatus **(Cuvier, 1829)**

Zwar fände die Erzschleiche mit ihren sehr spezialisierten Habitatansprüchen (dichte Wiesenvegetation von geringer bis mittlerer Höhe) in den Cervunais ideale Bedingungen vor, doch erreicht sie infolge ihrer großen Wärmebedürftigkeit in der Serra da Estrela nur knapp die 1000 m Grenze; auf terrassierten Wiesen des oberen Rio Torto (920 m). Wenngleich direkte Nachweise fehlen, steigt sie mit großer Wahrscheinlichkeit höher, worauf auch Funde in der Serra de Montemuro und Serra do Gerês (1100 m) hinweisen.

Serpentes
Colubridae

Coronella girondica **(Daudin, 1803)**

Vieira (1896), Ferreira & Seabra (1911), Themido (1942), Crespo (1972): Manteigas-Nave.

Aus diesen Angaben ist nicht abzulesen, ob sie die 1000 m-Grenze erreicht. Ich fand sie im buschreichen, terrassierten Kulturland oberhalb Manteigas bis in 800 m Höhe. Bosch (pers. comm. 1982) berichtet allerdings von einer Natter aus dem $A_{2a,}$ bzw. $_{2b}$ nördlich Poios Brancos (ca. 1450 m).

Coronella austriaca **Laurenti, 1768**

A_{2b}: Fraga das Penas (1600 m); Hopkins (1974): Penhas da Saúde (1500—1550 m).
A_3: unterhalb Lagoa Comprida (1575 m).

Die Glattnatter bewohnt vermutlich einen Großteil des Giestalringes und die Zimbral-Randzonen zwischen 1500 (wahrscheinlich auch tiefer) und 1600 m in Vikarianz mit *Coronella girondica* in mäßig starken Populationen. In den Gebirgen nördlich des Tejo erreicht sie die Südgrenze ihrer südwesteuropäischen Verbreitung. In der Serra da Estrela befindet sich eine der in Westiberien am weitesten nach Süden verlagerten disjunktiven Verbreitungsinseln dieser atlantomediterranen Schlange.

Während bei mitteleuropäischen Populationen die Internasalia breit nebeneinander liegen, schiebt sich bei Exemplaren aus der Estrela das große Rostrale wie ein Keil zwischen die Internasalia und trennt diese auf zwei Drittel der Berührungsnaht.

Malpolon monspessulanus **(Hermann, 1804)**

A_{2b}: oberhalb Pousada (1300 m); unterhalb Penhas da Saúde (1325 m); Manteigas-Nave (1410 m).

Entsprechend ihres landesweit kontinuierlichen Verbreitungsareals fehlt die Eidechsennatter mit Sicherheit auch in A_1-Habitaten nicht. Im Giestal zeigt sie eine Präferenz für grobsteinigen, dicht vegetierten Untergrund, ist aber nicht häufig.

Natrix maura **(Linnaeus, 1758)**

A_{2b}: Hopkins (1974): Penhas da Saúde/Lagoa Viriato (ca. 1500 m). — Quellgebiet Rib. de Aldeia do Carvalho (1410 m); kleiner Stausee oberhalb Rossim (1630 m).
A_3: Lagoacho das Favas (1650 m).
Bereits Ferreira (1892) erwähnt sie für die Serra da Estrela.

Diese in tieferen Lagen in allen geeigneten Gewässern in oft hoher Abundanz auftretende Natter erscheint in der Hochestrela trotz der großen Zahl geeigneter Biotope und eines günstigen Nahrungsangebotes nur sehr vereinzelt. Hopkins (1974) fand im Magen einer Vipernatter vom Lagoa Viriato eine *Salamandra salamandra gallaica* und eine männliche *Alytes obstetricans boscai* mit Eipaket.

Natrix natrix astreptophora **(Seoane, 1884)**

Ersterwähnung: Ferreira & Seabra (1911).

Diese Natter konnte ich nicht oberhalb 1000 m antreffen; höchster Fundort bei Mondego de Cima (930 m). Hopkins (1974) fand sie jedoch an einem Bachufer im Bereich der Penhas da Saúde (ca. 1500 m). Sie steigt mit großer Wahrscheinlichkeit höher, möglicherweise in Habitat-Vikarianz mit *Natrix maura.*

Viperidae

Vipera latasti **Bosca, 1878**

A_1: Manteigas-Pousada (1200 m; Cascalheira, in lichtem Pinus-Forst auf von *Rubus* überwachsenem Blockwerk).
A_{2b}: (1974): Penhas da Saúde, in trockenem Bachlauf mit Ginsterbewuchs (ca. 1500 m); in ihrem Magen befand sich eine *Podarcis bocagei.*
Vipera latasti ist schon lange aus der Serra da Estrela bekannt: Boscá (1880), Vieira (1887), Bedriaga (1889) und Ferreira (1892).

Die Populationen des Estrelagebirges sind leider ebenso individuenarm wie die der übrigen Serras Portugals — ausgenommen jene der Serra do Gerês. Auf die anthropogene Ursache des langsamen Erlöschens dieser Art im größten Teil Portugals wurde bereits näher eingegangen (Malkmus 1984b).

Bemerkungen zur Verteilung der Herpetofauna im Untersuchungsgebiet

In der Serra da Estrela wurden oberhalb 1000 m 53 % des gesamten Artenspektrums der portugiesischen Herpetofauna sicher nachgewiesen: 10 Amphibien- und 14 Reptilienarten bzw. Unterarten (darunter 3 *Podarcis*-Formen).

Zumindest in der oberen Waldzone, bzw. im unteren Giestal sind an potentiellen Arten noch *Chalcides chalcides striatus* (Cuvier, 1828), *Chalcides bedriagai* (Boscá, 1880), *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797), vielleicht auch noch *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833), *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 und *Elaphe scalaris* (Schinz, 1799) zu erwarten. Sie sind durchwegs aus niedriger gelegenen Bereichen der Serra da Estrela oder ökologisch ähnlich strukturierten Nachbargebieten bekannt. Im Peripherbereich der Estrela kommen ferner *Pleurodeles waltl* Michahelles, 1818, *Discoglossus pictus* Otth, 1878 und *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829) vor. Somit beherbergt der gesamte Gebirgskomplex etwa 75 % aller in Portugal beheimateten Arten.

Die Arten der Amphibien des Plateaus setzen sich zu 60 %, die der Reptilien nur zu 30 % aus iberischen Endemiten zusammen. Die Verteilung der Arten auf die einzelnen, floristisch definierten Habitate zeigt nachstehende Tabelle:

	A_1	A_{2a}	A_{2b}	A_3	A_{4a}	A_{4b}	A_5
Amphibien	4	3	6	8	4	8	8
Reptilien	8	7	11	4	2	2	1
Gesamt	12	10	17	12	6	10	9
Proz. Anteil	52 %	44 %	74 %	52 %	26 %	44 %	39 %

Bei vielen Arten wird das Vorkommen nicht so sehr durch eine bestimmte Höhenstufe als durch die vertikal infolge der wenig homogenen menschlichen Einflußnahme sich recht unterschiedlich gegeneinander absetzenden Pflanzengürtel geprägt. Eine solche Koinzidenz zeigen bestimmte Pflanzenassoziationen etwa mit dem Vorkommen von *Psammodromus algirus*, *Lacerta schreiberi*, *Lacerta monticola*, *Vipera latasti.* A_2 (A_{2a} stellt eine Degradationsform von A_{2b} dar und fehlt vielerorts) zeigt mit 74 % aller Arten eindrucksvoll die für die Saumzone sich überlappender Biotope — hier der Wald zur offenen Gebüschformation mit Felsburgen und Fließgewässern — typische hohe Artendiversität besonders unter den Reptilien. Die relative Armut an Amphibien im $A_{1,2}$-Gürtel hängt vornehmlich mit den ungünstigen Gewässerbedingungen zusammen: es fehlen stehende Kleingewässer; die Bäche weisen ein starkes Gefälle auf und machen den Aufenthalt von Amphibienlarven infolge der häufig auftretenden heftigen Regenfälle, die Rinnsale in Sturzbäche verwandeln, unmöglich.

Oberhalb A_2 geraten die Reptilien sehr rasch in eine pessuale Situation, die umgekehrt 8 Amphibienarten bis hinauf in den Gipfelbereich des Torre optimale Bedingungen schafft. Die zwischen 1700 und 1800 m völlig verschwindenden Reptilien werden im Oreal durch eine neue Form — *Lacerta monticola* — ersetzt, einem hervorragend an die eingangs geschilderten klimatischen Verhältnisse dieser Region adaptierten Lokalendemiten.

Das Verbreitungsmuster der Amphibien bringt sehr deutlich zum Ausdruck, wie durch eine bestimmte Kombination von geomorphologischen Strukturen und hydrologischen Bedingungen selbst im windreichen, unwirtlichen Arrelvado einerseits die Voraussetzungen für mikroklimatisch günstige Nischen entstanden, andererseits in diesen Kleinrefugien der Klimagunst sich diese durch sich ansiedelnde Pflanzen weiter verstärkte und somit sich die Requisiten für eine arten- und individuenreiche Herpetozönose ausbilden konnten. Abb. 14 und 15 veranschaulichen die vertikale Verbreitung der einzelnen Arten.

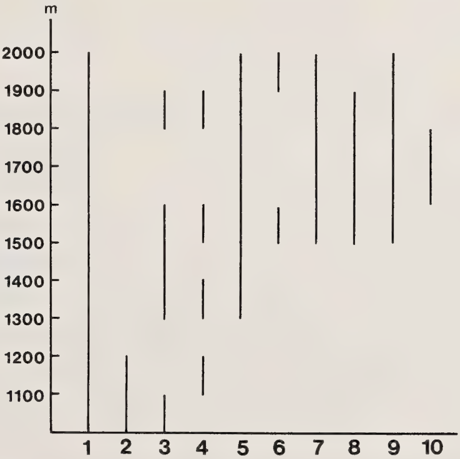


Abb. 14: Vertikale Verbreitung der Amphibien der Serra da Estrela. 1) *Rana iberica* 2)*Chioglossa lusitanica* 3) *Salamandra salamandra gallaica* 4) *Bufo bufo*-Komplex 5) *Alytes obstetricans boscai* 6) *Bufo calamita* 7) *Rana perezi* 8) *Triturus boscai* 9) *Triturus marmoratus* 10) *Hyla arborea molleri.*

Daß die Reptilien — mit Ausnahme von *Lacerta monticola* und *schreiberi* — in der Serra da Estrela trotz günstigen Habitatangebots nirgends ihr potentielles vertikales Verbreitungsmaximum erreichen, darauf weist das für viele Arten für höhere Lagen nachgewiesene Vorkommen in vergleichbaren spanischen

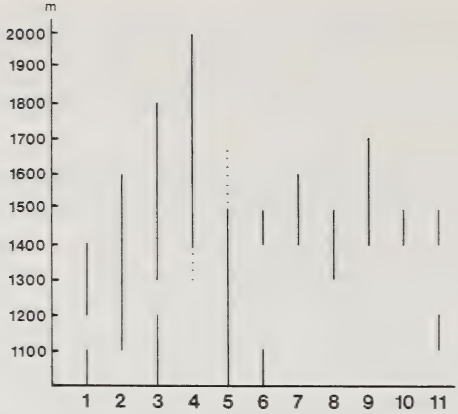


Abb. 15: Vertikale Verbreitung der Reptilien der Serra da Estrela. 1) *Anguis fragilis* 2) *Lacerta lepida* 3)*Lacerta schreiberi* 4) *Lacerta monticula* 5) *Podarcis*-Komplex 6) *Psammodromus algirus* 7) *Coronella austriaca* 8) *Malpolon monspessulanus* 9) *Natrix maura* 10) *Natrix natrix astreptophora* 11) *Vipera latasti.*

Gebirgen hin (z. B. Sierra de Gredos, Sierra de la Cabrera Baja). Die höhere Niederschlagstätigkeit und Nebelhäufigkeit der Estrela dürfte die vergleichsweise geringere Vertikalverbreitung bedingen.

Vornehmlich die mediterranen Taxa erreichen ihr vertikales Maximum durchwegs dort, wo der Wald noch relativ hoch reicht (z. B. unterhalb Penhas da Saúde: *Psammodromus algirus*, *Vipera latasti*), in geschützten Tälern (Zézere: *Malpolon monspessulanus*) oder auf dem bereits trockeneren Ost-Plateau (Vale Rossim: *Podarcis*, *Lacerta lepida*). *Lacerta schreiberi* hingegen ist bestens an ein stark humides Klima adaptiert, ja gebunden (Malkmus 1981 b), woraus sich die bemerkenswerten vertikalen Maxima ihres Vorkommens erklären.

Lacerta lepida, *Psammodromus algirus*, *Malpolon monspessulanus* und *Natrix maura*, die im Estrela-Umland und einem Großteil Portugals ein kontinuierliches Areal bewohnen, steigen mit wachsender Abnahme der Dispersionsdichte in die montane Region auf, indem sie sich in mikroklimatisch günstige Habitate einnischen. Dies führt aber vermutlich nur zur temporären Isolation von Kleinpopulationen.

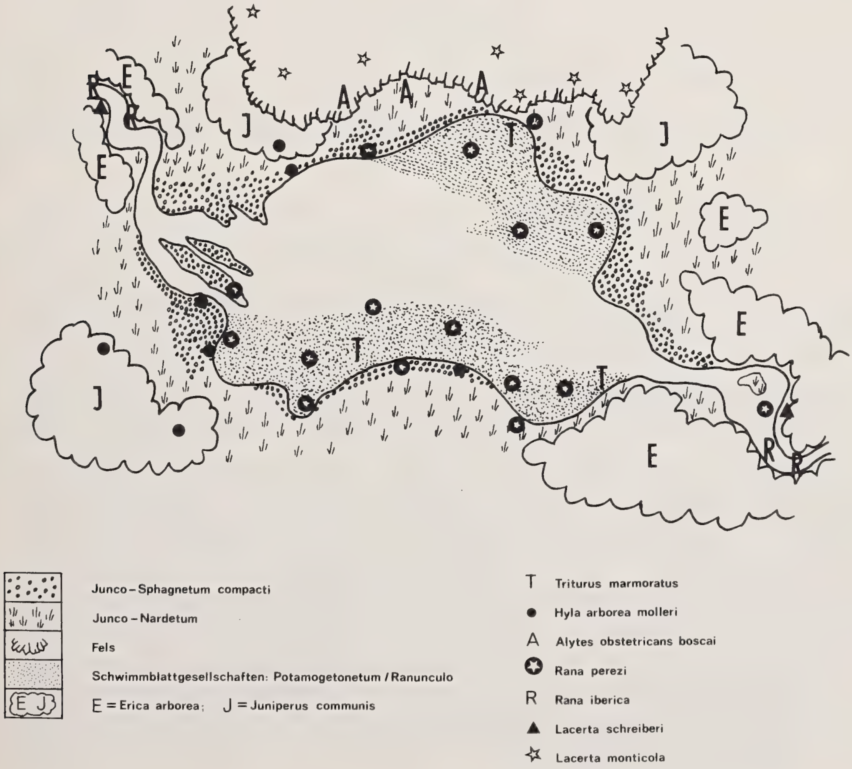
Unter den mitteleuropäischen Vertretern erscheint *Coronella austriaca* am äußersten Südrand ihres Gesamt-Verbreitungsgebietes hier in einem Gebirgsisolat, während *Anguis fragilis* auch im collinen Bereich des Hauptscheidegebirges gefunden wurde.

Die Frage, ob das postglazial entstandene Waldkleid durch die Dichte seines Kronenschlusses eine Vertikalmigration der Reptilien ermöglichte, muß bejaht werden. Durch Gewitter ausgelöste Waldbrände, durch Zyklone hervorgerufene

Windbrüche, schließlich die Cascalheiras und Felsstrukturen an den Steilhängen sorgten für permanent und temporär offenes Gelände. Wer die Herpetozönosen des Rest-Urwaldes in der Serra do Gerês zu einem Vergleich heranzieht, wird zu dem Schluß kommen, daß lediglich *Lacerta lepida*, *Malpolon monspessulanus* und *Psammodromus algirus* ungünstige Voraussetzungen für eine Arealexpansion vorfanden.

Anders erweist sich die Verbreitungssituation der Amphibien: Mit Ausnahme von *Hyla arborea molleri* besitzen sämtliche in der Serra da Estrela gefundenen Arten in West-Iberien ein flächendeckendes Areal, von dem die Estrela ein Teil ist. Lediglich die nordwestiberischen Endemiten *Chioglossa lusitanica*, *Rana iberica* und *Alytes obstetricans boscai* erreichen hier ihre südliche Peripherie. Die Amphibien steigen zwar wie die Reptilien ebenfalls im Gebirge aufwärts, doch kommt es infolge der oben genannten Gründe in $A_{1,2}$ zum Verschwinden eini-

Abb. 16: Typische Herpetozönose.


E
E
E
E
E
E
J
J
J
A
A
A
T
T
T
T
R
R
R
Junco-Sphagnetum compacti
Junco-Nardetum
Fels
Schwimmblattgesellschaften: Potamogetonetum / Ranunculo
E = Erica arborea; J = Juniperus communis
T Triturus marmoratus
● Hyla arborea molleri
A Alytes obstetricans boscai
Rana perezi
R Rana iberica
▲ Lacerta schreiberi
☆ Lacerta monticola

ger Arten, auf jeden Fall zu einer auffallenden Verdünnung der Populationsdichte, der eine stark insular-kumulare Dispersion mit hoher Individuenmassierung im Bereich der Seenbecken und entlang der kolkreichen Bachläufe in $A_{3,4,5}$ folgt. Das rezente Verbreitungsmuster der Amphibien des Plateaus ist wesentlich das Ergebnis der glazialen Zergliederung des Planaltos in Seenbecken zusammen mit der heute zu verzeichnenden hohen Niederschlagstätigkeit und Luftfeuchte.

Recht eigentümlich ist das Auftreten von *Hyla arborea molleri* in den Plateau-Seen, auch weiter nördlich (Serra de Montemuro; Sierra de la Cabrera Baja bis 1800 m), andererseits aber ebenso in der Tiefebene des Tejo-Sado-Beckens, teils sympatrisch mit *Hyla meridionalis*, so daß ihr Vorkommen in der Estrela nicht als montan-werden einer Art an ihrer südlichen Verbreitungsgrenze interpretiert werden kann.

Die Plateau-Isolate von *Triturus marmoratus*, *Triturus boscai* und *Rana perezi*, weniger ausgeprägt bei *Salamandra salamandra gallaica* und *Alytes obstetricans boscai*, sind möglicherweise durch die Waldvernichtung des Menschen entstanden, denn das Laichplatzangebot in $A_{1,2}$ muß zur Zeit der ursprünglichen Bewaldung bedeutend besser gewesen sein. Der Wald verhinderte einerseits weitgehend die heute alljährlich mehrfach auftretenden „cheias" und förderte durch eingestürzte Stämme die Entstehung von Kolken und durch Fallaub die Bildung zahlreicher Nischen für Amphibienlarven.

Bufo calamita meidet geschlossene Waldkomplexe und hat sich vermutlich erst in jüngerer Zeit auf dem Plateau angesiedelt.

Die Isolationsintensität des Oreals hat über die durch modifikative Einflüsse des Hochgebirgsklimas ausgebildete Ökotypen hinaus (*Triturus marmoratus*, *Rana perezi*, *Podarcis*) mit Ausnahme von *Lacerta monticola* nicht zur Entwicklung taxonomisch relevanter Formen geführt. Dies hängt zweifellos damit zusammen, daß die Isolation sehr jungen Datums ist. Nach intensiver Kartierung der $A_{1,2}$-Zone wird sich zudem für einige Arten (evtl. *Alytes obstetricans boscai*, *Salamandra salamandra gallaica*, *Bufo calamita*) möglicherweise ein Verbreitungsmuster ergeben, das zeigt, daß eine montane Isolation überhaupt nicht vorliegt.

Auch die Aktivitätsrhythmik der einzelnen Arten ist durch das Hochgebirgsklima tiefgreifenden Änderungen unterworfen. Während die Hibernation der Reptilien im Vergleich zu jenen in den tieferen Lagen des mittleren und nördlichen Portugals lediglich eine zeitliche Dehnung erfährt und von etwa Oktober bis April dauert — in südhängigen Wärmenischen allerdings auch in den Wintermonaten Unterbrechungen erfahren kann —, weicht die Aktivitätsrhythmik nachhaltiger von gleichartigen Populationen des planar-collinen Bereiches ab. Dies hängt natürlich damit zusammen, daß die Regionen, in denen das Orealklima seine volle Wirksamkeit entfalten kann, außer von *Lacerta monticola* — nur von Amphibien bewohnt wird.

Während der Aktivitätsgipfel mit dem Ablaichmaximum für die Amphibien der unteren Gebirgszonen bis etwa 900/1000 m mit der Hauptphase der Regenperiode zwischen Oktober und Dezember zusammenfällt, werden die Populationen oberhalb der Waldgrenze durch die absinkenden Durchschnittstemperaturen, mit denen eine Schneeauflage und Vereisung der Gewässer verbunden ist, schon relativ früh zu einer generellen Hibernation gezwungen, so daß „auf dem Plateau der Serra da Estrela das Laichgeschehen lebhaft an das mitteleuropäischer Amphibien erinnert. Die Laichzeit beginnt kurz nach der Schneeschmelze und dauert nur von April bis Juni/Juli, ist also im Vergleich mit den nämlichen Arten der tieferen Regionen stark verkürzt, bzw. zeitlich verschoben" (Malkmus 1984b).

Zu dieser circanuellen Modifikation des Aktivitätsrhythmus tritt für manche Arten noch eine circadiane. So tragen die im Tiefland akustisch überwiegend nachtaktiven *Hyla arborea molleri* und *Alytes obstetricans boscai* ihre Chöre bereits in der Mittagszeit beginnend vor, eine Anpassung an die im Frühjahr noch tiefen Nachttemperaturen.

Danksagung

Meinen besonderen Dank möchte ich an dieser Stelle Herrn A. Gilbert, Porto, für die Übersetzung der Zusammenfassung ins Portugiesische aussprechen. Fräulein U. Bott (Museum Alexander Koenig Bonn) fertigte die Reinzeichnungen der Abbildungen 1 und 14—16 an.

Zusammenfassung

Nach Beschreibung des geologischen Aufbaus, der geomorphologischen Phänomene und der meterologischen Verhältnisse der Serra da Estrela, des höchsten Gebirges Kontinentalportugals, werden die stark durch den wirtschaftenden Menschen geprägten 7 Vegetationszonen im Höhenbereich zwischen 1000 und 1991 m dargestellt. Die einzelnen floristisch definierten Zonen besitzen eine teilweise charakteristische Herpetofauna, die auf 24 Exkursionen zwischen 1977 und 1982 kartiert wurde. Sie setzt sich aus 10 Amphibien- und 13 Reptilenarten und -unterarten zusammen. Darunter befindet sich eine endemische Hochgebirgsform (*Lacerta monticola*), 2 zentraleuropäische Arten (*Anguis fragilis, Coronella austriaca*) im Bereich ihrer südlichen Verbreitungsgrenze und 4 iberische Endemiten der regenreichen Nordwest-Abschnitte der Halbinsel (*Chioglossa lustitanica, Alytes obstetricans boscai, Rana iberica, Lacerta schreiberi*). Sämtliche Amphibienarten erreichen in der Serra da Estrela das Maximum ihrer Vertikalverbreitung in Portugal; die Höhenverbreitung der Reptilien wird durch die hohe Humidität des Gebirges eingeschränkt. — Neben einigen morphologischen Daten werden solche zur Aktivitätsrhythmik, die bemerkenswert von der der gleichen Arten in tiefer gelegenen Gebieten des Landes abweicht, aufgeführt. — Die Serra da Estrela ist eine der herpetologisch interessantesten Regionen Portugals und in höchstem Maße schützenswert. Die anthropogenen Gefährdungen ihres glazial geformten, gewässerreichen Plateaus werden ebenso wie die dringende Notwendigkeit, sie zu einem „Parque Nacional" zu erheben, diskutiert.

Sumário

Após descrição da constituição geológica e das características climatéricas da Serra da Estrela, a serra mais alta de Portugal continental, descrevem-se as zonas de vegetação profundamente marcadas por acção do homen entre 1000 e 1991 metros de altitude. As diferentes zonas distintas umas das outras apresentam em parte uma fauna herpetológica característica analisada durante 24 excursões entre 1977 e 1982. Compõe-se de 10 espécies de anfíbios e de 13 espécies de répteis. Encontra-se uma espécie endémica local de grande altitude (*Lacerta monticola*), e espécies centro europeias no limite sul da sua expansão (*Anguis fragilis*, *Coronella austriaca*) e as típicas espécies endémicas ibéricas das zonas montanhosas húmidas (*Chioglossa lusitanica*, *Alytes obstetricans boscai*, *Rana iberica*, *Lacerta schreiberi*). Numerosas espécies atingem aqui o máximo, em Portugal, da sua penetração em altitude. — Simultaneamente com alguns dados morfológicos apresentam-se alguns respeitantes aos ciclos vegetativos que diferem dentro das mesmas espécies dos que se verificam em altitudes menores. — O planalto da Serra da Estrela é uma das mais interessantes zonas de Portugal no que se refere à sua fauna herpetológica e a sua conservação reveste-se do maior interesse. Apresenta sob todos os aspectos as condições para ser considerada „Parque Nacional". Estas condições sofrem no entanto graves restrições com o desenvolvimento turístico que se verfica sobretudo na zona das Penhas da Saúde e que deveria ser evitado e anulado.

Literatur

Andrada, J. (1980): Guia de Campo de los anfíbios y reptiles de la península ibérica. — 159 S., Barcelona.

Arntzen, J.W. (1981): Ecological observations on *Chioglossa lusitanica* (Caudata, Salamandridae). — Amphibia/Reptilia 1 (3/4): 187—203.

Bedriaga, J. (1889): Amphibiens et Reptiles recueillis en Portugal par A.F. Moller. — 87 S., Coimbra.

Boscá, E. (1880): Catalogue des reptiles et amphibiens de la Peninsula Ibérique et des iles Baléares. — Bull. Soc. Zool. France 5: 240—287.

Braun-Blanquet, J., Sivla, A.R., Rozeira, A. & F. Fontes (1952): Résultats de deux excursions géobotaniques à travers le Portugal septentrional et moyen. Une incursion dans la Serra da Estrela. — Agron. lusit. 14: 303—323.

Brosche, K.V. (1978): Beiträge zum rezenten und vorzeitlichen periglazialen Formenschatz auf der Iberischen Halbinsel. — Abh. d. Geogr. Inst. Berlin, Bd. 1.

Crespo, E.G. (1971): Anfíbios de Portugal Continental das colecções do Museu Bocage. — Arq. Mus. Boc. 3 (8): 203—304.

— (1972): Répteis de Portugal Continental das colecções do Museu Bocage. — Arq. Mus. Boc. 3 (17): 447—612.

— (1974): Sobre a distribuição e ecologia da herpetofauna portuguesa. — Arq. Mus. Boc. 4 (11): 247—260.

— (1975): Aditamento aos catálogos dos répteis e anfíbios de Portugal Continental das colecções do Museu Bocage. — Arq. Mus. Boc. 5: 479—498.

— (1981): Contribuição para o conhecimento da biología das *Alytes* ibéricos, *Alytes obstetricans boscai* Lataste, 1879 e *Alytes cisternasii* Boscá, 1879 (Amphibia, Salientia). Emissões sonoras. — Arq. Mus. Boc. sér. C, I (3): 57—76.

— & J.M. Cei (1975): Acerca de *Lacerta monticola monticola* Boulenger da Serra da Estrela (Portugal). — Arq. Mus. Boc. sér 2/V: 1—7.

Cyrén, O. (1930): Vegetationsbilder aus Portugal. — Vegetationsbilder Karsten-Schenk, Jena, 21. Reihe, Heft 3/4.
— (1933): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makronesiens. — Göteborgs Vetensk. Handl. ser. B, 4 (1): 3—64.
Daveau, S. (1971): La glaciation de la Serra da Estrela. — Finisterra 6: 5—40. Lissabon.
Dely, O.G. (1981): *Anguis fragilis* Linnaeus 1758 Blindschleiche. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas 1: 241—258. Wiesbaden.
Eiselt, J. (1958): Der Feuersalamander (*Salamandra salamandra* L.), Beiträge zu einer taxonomischen Synthese. — Abh. Ber. Naturk. Vorg. 10 (6): 77—154.
Ern, H. (1966): Die dreidimensionale Anordnung der Gebirgsvegetation auf der Iberischen Halbinsel. — Bonn. Geogr. Abh., H. 37, 136 S. Bonn.
Ferreira, H.A. (1965): O clima de Portugal. — Publ. Serv. Meteor. Nac. Lisboa 3: 1—207.
Ferreira, J.B. (1892): Revisão dos reptis e betrachios de Portugal. — Jorn. Sc. Math. Phys. e Nat. 2: 268—290.
— (1893): Revisão dos réptis e batrachios de Portugal. — Jorn. Sc. Math. Phys. e Nat. 3: 19—27.
— & A.F. Seabra (1911): Catalogue systématique des vertébrés du Portugal. III—IV Reptiles et amphibiens. — Bull. Soc. Port. Sc. Nat., 5 (3): 97—128.
Franz, H. (1979): Ökologie der Hochgebirge. — 495 S. Stuttgart.
Gaussen, H. (1940): Le mileu physique et la forêt au Portugal. — Trav. Labor. forest. de Toulouse, Tome IV, Géogr. forest. de l'Europe: La péninsula ibérique. — Toulouse.
Henriques, J.A. (1883): Expedição scientifica à Serra da Estrella em 1881. — Secção de botánica. Soc. Geogr. Lisboa.
Hopkins, P.W. (1974): Sobre la herpetofauna de la Sierra de Estrella (Portugal) con especial referencia a *Coronella austriaca austriaca* y *Vipera latasti*. — Doñana, Acta Vert. 1 (1): 11—17.
Larcher, W. (1976): Produktionsökologie alpiner Zwergstrauchbestände auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. — Verhandl. Ges. Ökol., Wien 1975: 3—7. Junk, Den Hague.
Lautensach, H. (1929): Eiszeitstudien in der Serra da Estrela (Portugal). — Zschr. f. Gletscherk. 17: 324—369.
— 1932): Portugal auf Grund eigener Reisen und der Literatur/Teil 1: Das Land als Ganzes. — Petermanns Mitteil., Ergänzungsheft 213. Gotha.
— (1937): Portugal, Band 2. — Petermanns Mitteil., Heft 230.
Malkmus, R. (1979a): Herpetologische Untersuchungen in einem Agrargebiet in Portugal. — Bolm. Soc. port. Ciênc. nat. 19: 99—124.
— (1979b): Beitrag zur vertikalen Verbreitung der Herpetofauna Portugals. — Bolm. Soc. port. Ciênc. nat. 19: 125—145.
— 1981a): Os anfíbios e répteis nas serras de Portugal. — Arq. Mus. Boc. sér. B, I (9): 97—124.
— (1981b): Zur Verbreitung der Iberischen Smaragdeidechse *Lacerta schreiberi* Bedriaga 1878 in Portugal südlich des 40. Breitengrades. — Nachr. naturw. Mus. Aschaffenburg 89: 60—74.
— (1981c): Zur vertikalen Verbreitung einiger marokkanischer Amphibien und Reptilien (Oukaïmeden — Hoher Atlas). — Salamandra 17 (3/4): 206—207.
— (1983): Nachtrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien Portugals. — Salamandra 19 (1/2): 71—83.
— (1984a): Die Bedeutung der Brunnen für den Amphibien-Bestand Portugals. — Salamandra 18 (1982): 205—217.
— (1984b): Beitrag zur Verbreitung der Amphibien und Reptilien in Portugal. — Salamandra 18 (1982): 218—299.
— (1984c): Zur Verbreitung und Ökologie von *Acanthodactylus erythrurus* Schinz 1833 in Portugal. — Nachr. naturw. Mus. Aschaffenburg 91: im Druck.

Nobre, A. (1903): Vertebratos de Portugal. — Acad. Pol. Porto, Mus. Zool., Sep. Annuário. — Coimbra.

Pérez-Mellado, V. (1981): Nuevos datos sobre la systemática y distribución de *Podarcis bocagei* (Seoane, 1884) (Sauria, Lacertidae) en la Península Ibérica. — Amphibia-Reptilia 2 (3): 259—265.

Riedel, W. (1973): Bodengeographie des kastilischen und portugiesischen Hauptscheidegebirges. — Mitteil. geogr. Ges. Hamburg, Band 62.

Romariz, C. (1950): Contribuição da análise polínica no etudo da vegetação primitiva da Serra da Estrela. — Compte rendu Congr. Int. Céogr., Lisbonne, 1949, 2: 824—830.

Sampaio, G. (1910): Flora vascular das lagoas. — In: Nobre, A.: Notas sobre a analyse bacteriologica e chímica e sobre a flora e a fauna das águas das lagoas da Serra da Estrella, 5. — Bolm. Dir. Ger. Agric. 9 (7): 1—7.

Schwerdtfeger, F. (1956): Biozönose und Pflanzenschutz. — Mitt. Biol. Bundesanstalt 85: 11—21.

Seoane, V.L. (1884): Identidad de *Lacerta schreiberi* (Bednaga) y *Lacerta viridis*, var. *gadovii* (Boulenger) é Investigaciones herpetológicas de Galicia. — La Coruña.

Sequeira, E. (1886): Distribuição geográfica dos réptis em Portugal. — Bol. Soc. Geogr. Lisboa 5 (6) 261—274.

Silva, da Pinto A.R. & A.N. Teles (1980): A flora e a vegetação da Serra da Estrela. — Col. Parques naturais 7: 52 S. Lissabon.

Stemmler-Gyger, O. (1965): Der Wasserfrosch *Rana esculenta* L. 1758. — Aquaria 12 (3): 8 S.

Themido, A.A. (1942): Anfíbios e répteis de Portugal. Catálogo das colecções do Museu Zoológico de Coimbra. — Mem. Est. Mus. Zool. Coimbra 133: 1—49.

Vieira, A.X. Lopes (1887): Catálogo dos amphibios e réptis de Portugal existentes actualmente no Museu Zoológico da Universidade de Coimbra.-Rel. do Prof. de Zool. 1885—86. — Coimbra.

Rudolf Malkmus, Gartenstr. 21, D-8751 Heigenbrücken.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 145—162	Bonn, Mai 1985

Descriptions of new species of *Apistogramma* (Teleostei: Cichlidae) from the Rio Mamoré system in Bolivia

by

Ingo Koslowski

Introduction

With more than fourty valid and numerous undescribed species already known to scientists and aquarists, *Apistogramma* Regan is the largest genus of South American cichlids. Two species had already been known from the Rio Mamoré system in Bolivia. They were collected by Karl-Heinz Lüling in 1966, and incorrectly identified by Hermann Meinken as *Apistogramma borellii* (Regan) and *Apistogramma amoena* (Cope). Sven O. Kullander reexamined the specimens identified as *Apistogramma borellii* and described them as *Apistogramma luelingi* in 1976. I have reexamined the specimens identified as *Apistogramma amoena* and found them to represent another new species. It is conspecific with a single specimen more recently (Kullander 1983 a) figured but not named. Collections made by Horst Linke and Wolfgang Staeck in the summer of 1983 made available fresh material of this and another undescribed species from the Rio Mamoré system. This material forms the basis for the descriptions given below.

Both species were figured in a popular book (Linke & Staeck 1984) and are likely to become distributed among aquarists.

Methods

Measurements were taken with a Mitutoyo calliper reading to 0.05 mm. Otherwise the methods are as described in Kullander (1980 b, c), but as I always get shorter measurements for snout length and check depth and longer measurements for caudal peduncle length in all specimens also measured by Kullander, those differences indicate slightly different manners of taking those measurements. Caudal peduncle length is taken along the ventral edge. Abbreviations used are BMNH = British Museum of Natural History, London, IRSNB = Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, MZUSP = Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, NRM = Swedish Museum of Natural History, Stockholm, SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt am Main, ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, ZMA = Zoölogisch Museum, Amsterdam, ZMH = Zoologisches Museum, Hamburg; SL = standard length, TL = total length, CPL = caudal peduncle length, CPD = caudal peduncle depth.

Apistogramma staecki n. sp.

Apistogramma sp.: Linke & Staeck (1984: 128).
Apistogramma staecki Koslowski, in Busse (1984: 223; nomen nudum).

Holotype: ZFMK 13400, ♂, 20.8 mm SL; Bolivia, south of the town Trinidad, „Lagunen beiderseits der Straße von Trinidad ca. 10 km südlich in Richtung El Colegio und Loreto", sta.B11, about 64°51'W—14°57'S, leg. H. Linke & W. Staeck, 12. VII. 1983.

Paratypes: ZFMK 13401—13404, 1♂, 20.8 mm SL, 3♀, 17.7—20.6 mm SL; SMF 18855a—h, 1♂, 16.8 mm SL, 5♀, 16.1—20.4 mm SL, 2 sex indet., 14.7—15.9 mm SL; MZUSP 28725, 2♀, 15.0—19.4 mm SL; NRM A 83/1983282.3053, 1♂, 20.9 mm SL, 6♀, 15.7—18.7 mm SL, all same data as holotype. ZFMK 13405—13410, 1♂, 20.7 mm SL, 3♀, 19.5—19.9 mm SL, 2 sex indet., 15.8—17.5 mm SL; Bolivia, east of the town Trinidad, „Lagunen und Restflußwasser an der Straße von Trinidad nach Osten ca. 10 km in Richtung Peroto", sta. B 10, about 64°48'W—14°49'S, leg. H. Linke & W. Staeck, 12. VII. 1983.

I have also examined two ♂ (32.1 mm SL, ZFMK 13411 and 30.3 mm SL, ZFMK 13466) and one ♀ (26.8 mm SL, ZFMK 13412) raised in aquaria, but collected at one of the two localities given above. These specimens were studied only with regard to fin dimorphism in adults of both sexes and development of lower lateral line in adult males.[1]

Etymology: The species is dedicated to Dr. Wolfgang Staeck, one of the collectors of the type material.

Diagnosis: A moderately elongate species of *Apistogramma* with developed sexual fin dimorphism, distinguished from all other species of the genus, except those of the *steindachneri* group (Kullander, 1982b), by having bar 5, bar 6 and frequently bar 4 split vertically into two narrow stripes (in freshly preserved material). From the *steindachneri* species group *Apistogramma staecki* differs in lacking a flank spot, having numerous gill-cover scales, few or no canals in the lower lateral line and a lower number of infraorbital lateralis foramina.

Description: Morphometric data are summarized in Table 1. Figures 1—4 show body shape and coloration of preserved and living specimens. The

---

[1] A series of *Apistogramma* from the National Museum of Natural History, Washington D. C. (USNM), arrived after the manuscript had gone to print. It includes 8 specimens of *Apistogramma staecki*: USNM 235635, 4 ♂, 22.3—31.8 mm SL, 4 ♀, about 19.5—24.9 mm SL; South America, Brazil, Guaporé drainage, between Guajara Mirim and Mato Grosso, leg. B. von Graeve, 1970. The material agrees quite well with the Mamoré material, but bars are faded except in the smallest male, in which bars 4—6 are split. Three females have a small lateral spot. Biggest male with obscure caudal spot pigmentation; not vertically extended and not distinctly seperate from the lateral band. Males with caudal-fin streamers, biggest male also with slightly produced dorsal-fin lappets, third longest, nearly twice spine length. D. XV. 6 (1), XVI. 6 (7). Lower lateral line with 1 (3), 2 (1), 4 (1), 5 (1) and O (2) canals.

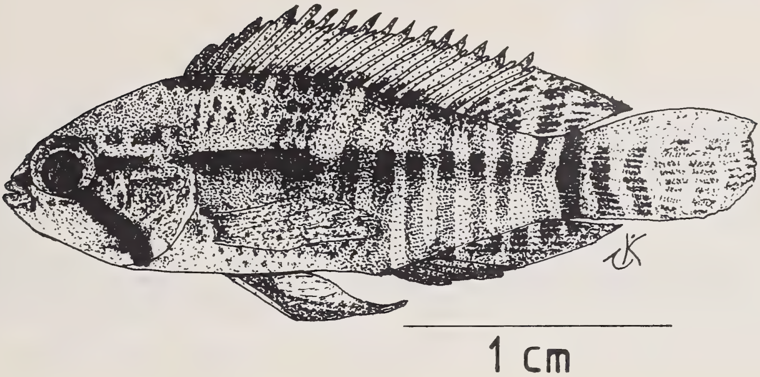


Fig. 1: *Apistogramma staecki* n. sp., sketch of the holotype ZFMK 13400.

following data are from all type specimens. Frequency is given in parentheses. Individual variation in characters studied is very slight.

Body moderately elongate, similar to that of *A. luelingi* which, however, is slightly deeper. Mouth bluntly pointed, interorbital very wide. Sexual dimorphism not apparent in preserved wild specimens, but noted in specimens from the same localities grown up in aquaria: males growing bigger than females (32.1 mm SL, about 42.3 mm TL, compared to 26.8 mm SL, 35.3 mm TL) and developing caudal fin streamers and pointed or slightly produced anterior dorsal spine membranes.

Scales in a lateral series: 22 (22) or 23 (2); in a series above that including lower lateral line. All scales ctenoid except between orbits at predorsal midline, from pelvic fin anteriorly on chest, anteriorly on cheek, on interoperculum and posteriormost scale of upper subopercular series and scales of lower subopercular series, which are cycloid. Cheek scales in 2—3 rows, mode 3. Numerous gill-cover scales: Squ. op.: 12—18, $\overline{x}$ = 14.3 (n = 28); Squ. iop. 1—4, mode 3, lower counts probably due to loss of scales; Squ. sop. 5—11, usually 7—9, $\overline{x}$ = 8,3 (n = 27). Upper lateral line in third scale series above that including lower lateral line, 2¹/₂ (anteriorly) to ¹/₂ (posteriorly) scale distant from dorsal fin base. Upper lateral line of 12—14 scales, 6—10 with canals, mode 9, 1—3 subserial pores. Lower lateral line without canals in most specimens, consisting of 5—8, usually 6—7 pored scales, except in four specimens which have 1 canal and 6 or 7 pores. Lower lateral line continued on caudal fin only in four specimens, which have one caudal-fin pore. One fourth of caudal fin scaled in 3—5 vertical rows. Cephalic lateralis pores generally arranged as illustrated in Fig. 8, but only three infraorbital lateralis foramina in *A. staecki*. Fin counts: D. XV. 5 (1), XV. 6 (1), XVI. 5 (5), XVI.

5i (4), XVI. 6 (16), XVII. 6 (1). A. III. 5i (3), III. 6 (20), III. 6i (5). P. 11 (9), 12 (19).

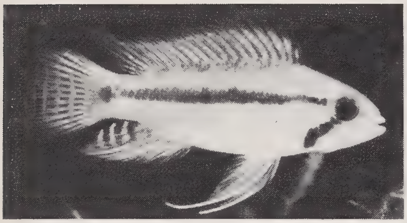
Dorsal-fin spines subequal in length from 5th. Lappets slightly pointed. Some males grown up in aquaria have moderately long, pointed or slightly produced lappets, but not as produced as in, e. g., *A. cacatuoides* Hoedeman. Lappets of 4th—6th spine longest. Caudal fin rounded (females and small males), subtruncate or with short streamers (adult males). Streamers produced by elongations of 4th and 5th ray in each lobe. Pelvic fin short in females, reaching to first anal-fin spine. In male holotype first pelvic-fin ray reaching to second anal-fin spine; in big males grown up in aquaria (ZFMK 13411 & 13466) first ray produced, reaching to base of third anal-fin ray. Soft part of anal and dorsal fin reaching to first quarter of caudal fin in females, to first third in males.

Jaw teeth subconical, slightly recurved, in two rows in each jaw; about 36 teeth in first row of both jaws (from holotype). Pharyngeal teeth regularly arranged, anterior teeth simple, slightly recurved, posteriormost inner teeth biggest, biscuspid (from ZFMK 13404).

Table 1: Morphometry of *Apistrogramma staecki* sp.n.; n = number of specimens; range gives minimum-maximum value in sample; all measurements as per cent of SL.

Measurement	n	Mean	Range
Head length	28	32.7	30.0—34.6
Head depth	28	27.6	25.2—29.6
Body depth	28	34.0	32.4—36.4
Predorsal length	28	35.6	33.8—38.0
Prepelvic length	28	41.7	38.7—44.9
Orbit diameter	28	14.3	13.5—16.0
Snout length	28	3.7	2.4— 5.1
Cheek depth	28	6.0	5.3— 6.5
Head width	28	19.6	18.3—20.6
Interorbital width	28	9.7	8.8—10.3
Preorbital depth	21	1.9	1.5— 2.2
Upper jaw length	28	11.0	10.2—12.0
Lower jaw length	28	14.5	13.0—16.0
Postorb. head length	28	16.0	14.1—17.6
CPD	28	16.3	15.2—17.3
CPL	28	12.0	11.0—12.6
Dorsal base length	28	60.5	56.7—62.6
Anal base length	28	22.8	21.0—24.9
Pectoral fin length	28	30.7	26.9—33.3
Pelvic spine length	28	15.7	13.7—17.0
Pelvic ray length	28	30.1	27.2—34.1
Last D spine length	28	15.3	12.8—16.9
Last A spine length	28	17.8	16.5—19.2

Vertebrae 12 + 12 (18) or 12 + 13 (3). No preopercular serrations detectable in any specimen. First ceratobranchial with 1—4 external gill-rakers.



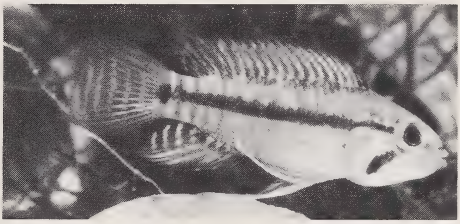


Fig. 2 (left side): Territorial male of *Apistogramma staecki* n. sp. — Fig. 3 (right side): Male involved in lateral display. — Photos: H. Linke.

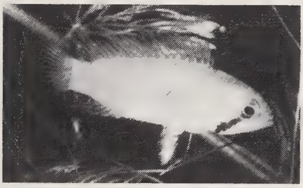


Fig. 4: Female of *Apistogramma staecki* n. sp. in breeding pattern. — Photo: I. Koslowski.

Coloration (preserved specimens): Pale brownish, with dark brown to blackish or reddish markings. No distinct bars, except in posterior part of the body, leaving dark spots at dorsal-fin base in most specimens, sometimes forming a confluent band. Bar 5, bar 6 and frequently bar 4 split vertically along the middle. In some specimens bars pale reddish; this colour very distinct in freshly preserved specimens, but already faded to brownish during the month of studying the material. A narrow postorbital stripe continued in a narrow lateral band, $^{1}/_{2}$—$^{2}/_{3}$ scale deep. Lateral band not distinct in all specimens, most distinct up to where crossed by bar 3, where it is sometimes forming an indistinct small lateral spot. Lateral band not continuous posteriorly, sometimes somewhat intensified where crossed by bars. Moderately wide suborbital stripe, to edge of sub- and interoperculum, broadening posteroventrally. Superorbital stripe absent, only an inconspicuous dark area on forehead in some specimens. Preorbital stripe prominent. A small pectoral spot in upper edge of pectoral axilla. No distinct abdominal stripes developed, but some dark scale rims close to ventral midline. Pale midventral stripe in females, running half distance from vent to pelvic-fin base. Vent spot developed in all specimens. Caudal spot vertically extended, reddish to brownish, with an intensified central portion in most specimens. Dorsal fin dusky, with reddish to brownish markings between spines basally, dark-edged in some specimens. Soft part with 2 or 3 terminal spot stripes. Anterior one or two spine membranes black. Anal fin similar, dark-edged, with up to 5 terminal spot stripes. Caudal fin with 3—7 very distinct spot stripes, most distinct and numerous in larger specimens, especially in males. Pelvic fins transparent inwards, spine and membranes of first rays darkened outwards, blackish in females, reddish in bigger males, light in small males.

Life coloration: From observations on three males and two females at a size of about 30 mm SL (males) and 25 mm SL (females). Males: Ground colour greyish, whitish in belly region, olivaceous on nape. Males normally show an indistinct lateral band, which becomes more prominent during territorial defence. Lateral band broadening on middle of the body, becoming narrower again posteriorly. Its colour seldomly intensified where crossed by bar 3, then forming an indistinct lateral spot. Band originates in a narrow postorbital stripe. A roundish small caudal spot visible. Suborbital stripe moderately wide, broadening ventrally. In aggressive specimens it can be reduced to an ocellus-like spot at the gill-cover edge. Gill-covers otherwise yellowish in most males. Small bluish spots and stripes below eye, above and below postorbital stripe and above suborbital stripe. Bars not visible, excepting a small dark stripe in bar 7 above lateral band in some specimens and dark areas at dorsal-fin base forming a more or less confluent band. Caudal fin greyish, with 5—7 blackish vertical stripes. Anal fin bright blue, with 4—5 black terminal stripes. First one or two anterior dorsal fin membranes black. Rest of dorsal fin dark greyish basally, bluish in middle part, sometimes with a yellowish edge. Pelvic fins bluish, produced ray with white tip. Vent spot distinct, its dark coloration continued onto basal part of first anal fin membrane. In aggressive specimens involved in lateral display or in courtship the dark caudal fin stripes and terminal spot stripes turn to dark red coloration. Same colour shown in small spots at dorsal and anal fin bases between spines and in bars 4—6, now appearing prominently, bar 5 and 6 showing typical split appearance as in fresh preserved material. Bar 4 distinct only in a small area above and below the lateral band, also split. Edges of dorsal and, more prominent, anal fin darkening in aggressive males.

Females: Exhibit the same dark markings as males and a greyish ground colour when not involved in reproductive activities. Ground colour turns to yellow in prespawning phase, black markings additive to those of the males become distinct. Short midventral stripe and black marginal colour of pelvic fins well visible. In postspawning breeding coloration suborbital stripe, two anterior spines and membranes of dorsal fin, first spine and membranes of the pelvic fins, a narrow marginal line along the anal fin anteriorly and a distinct midventral stripe black. Lateral band almost always faded, but a small indistinct lateral spot or a dusky lateral band may frequently appear. Body and fins bright yellow.

Reproductive behaviour: *Apistogramma staecki* deposit their eggs on the lower surface of plant leaves or on the ceiling of a rock cave. A spawning numbers between 50 and 100 eggs. At a temperature of 24°C the eggs hatch after 72—80 hours. About six days later the fry are free swimming. Both sexes take part in the defence of the territory, but only females take care of eggs and fry. Males are strictly territorial and tend to be polygamous under aquarium conditions, for males frequently had two females caring for their eggs or fry in their territories.

Ecology: "*Apistogramma staecki* was caught in very shallow water (0.2—0.4 m) among dead leaves and wood or, if the water was deeper (0.5—1 m), near the surface among the leaves and roots of floating plants, e. g., *Eichhornia azurea*, *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratoides*. It seems remarkable that in contrast to the second *Apistogramma* with which it co-exists this species was not found in less acid water (pH 6.6)" (Staeck, in litt.). Data from the type locality are: pH 5.7, conductivity 94 μS at 29°C; at sta. B 10 with brownish, nearly standing water a total and temporary hardness less than 1° dH, a pH of 6 and a conductivity of 23μS at 29.5°C was found. Other cichlids collected together with *A. staecki* were *Cichlasoma boliviense* Kullander, *Crenicichla lepidota* Heckel at both localities and *Aequidens* cf. *vittatus* (Heckel), *Aequidens dorsiger* (Heckel) and *Apistogramma linkei* n. sp. at sta. B 10. Only the *Apistogramma* species were identified by me. The small size of the type specimens indicate a reproductive period at least from April to June.

Distribution: *Apistogramma staecki* is so far known from the Rio Mamoré system in Bolivia and from between Guajara Mirim and Mato Grosso, Brazil.

Apistogramma linkei n. sp.

Apistogramma amoenus (nec Cope, 1872): Lüling (1969: 76).
Apistogramma sp.: Kullander (1983a: 312).
Apistogramma sp.: Linke & Staeck (1984: 113).

Holotype: ZFMK 13323, ♂, 36.9 mm SL; Bolivia, northwest of the town Santa Cruz, Lagunen entlang der Straße zwischen den Orten Portachuelo und Bella Vista, 76 km nordwestlich von Santa Cruz, Wasseransammlungen entlang der Straße und kleiner flacher Wasserlauf der die Straße kreuzt und Lagune an der Straße ca. 2 km östlich vor dem Ort Japacani am Rio Japacani", sta. B 1 und B 2, about 68°25'W—16°20'S and 68°50'W—16°15'S, leg. H. Linke & W. Staeck, VII. 1983.

Paratypes: ZFMK 13324—13327, 2 ♂, 27.7—28.6 mm SL, 2 ♀, 24.9—26.8 mm SL; ZFMK 13328—13362, 35 specimens, 15.0—26.0 mm SL; MZUSP 28726, 8 specimens, 17.7—25.7 mm SL; NRM A 83/1983273.3046, 7 specimens, 16.3—34.7 mm SL; all same data as holotype. ZFMK 13320—13322, 1 ♂, 19.8 mm SL, 2 ♀, 18.5—27.0 mm SL; Bolivia, north-east of the town Santa Cruz, „Bachlauf und kleiner Fluß ca.

4 km vor dem Ort Okinawa westlich von Montero-Guabira in Richtung Rio Grande", sta. B 5, about 62°50'W—17°12'S, leg. H. Linke & W. Staeck, VII. 1983. ZFMK 13363—13367, 3 ♂, 24.1—30.3 mm SL, 2 ♀, 21.1—25.8 mm SL; ZFMK 13368—13393, 26 specimens, 16.0—24.4 mm SL; BMNH 1985, I. 28: 1—5, 5 specimens, 20.1—23.9 mm SL; IRSNB 724, 6 specimens, 18.6—25.0 mm SL; NRM A 83/1983281.3054, 7 specimens, 16.3—25.1 mm SL; ZMA 119.629, 6 specimens, 18.6—23.7 mm SL; Bolivia, west of the town Trinidad, „Lagunen und Restwasser an der Straße von Trinidad nach Westen ca. 1 km vor dem Ort Pto. Amacen am Rio Mamoré", sta. B 9, about 64°58'W—14°53'S, leg. H. Linke & W. Staeck, 11. VII. 1983. ZFMK 13394—13399, 3 ♂, 24.4—27.0 mm SL, 3 ♀, 21.5—24.8 mm SL; Bolivia, east of the town Trinidad, „Lagunen und Restflußwasser an der Straße von Trinidad nach Osten ca. 10 km in Richtung Peroto", sta. B 10, about 64°48'W—14°49'S, leg. H. Linke & W. Staeck, 12. VII. 1983. ZFMK 2268—2273, 6 specimens, 12.8—33.2 mm SL; Bolivia, „teichartiges Altwasser, 1½ km unterhalb San Francisco, linksseitig des Rio Chipiriri", leg. K. H. Lüling, 4. X. 1966. ZFMK 2303, 1 specimen, 25.2 mm SL; Bolivia, „Bach zwischen Rio Chaparé und Rio Mamoré", leg. K. H. Lüling & A. Meyer, 9. X. 1966. NRM A 84/1983166/3061, 1 ♂, 27.2 mm SL, 2 ♀, 19.7—24.2 mm SL; Bolivia, depto. Beni, Rio Mamoré system, Laguna Suarez, near Trinidad, leg. G. Loubens & L. Lauzanne, 23. IV. 1983. NRM A 84/1982118.3062, 2 ♂, 37.5—42.1 mm SL, 3 ♀, 27.6—31.4 mm SL; Bolivia, Depto. Beni, Rio Mamoré system, Arroyo San Juan, near Trinidad, leg. G. Loubens & L. Lauzanne, III. 1982.IRSBN 695 (former IRSNB 19.975), ♀, 25.6 mm SL; Bolivia, depto. Santa Cruz, Rio Guaporé system, road from Ascensión, 14 km north of Limón, Rio Surucusi, tributary to the Rio San Miguel, leg. J.-P. Gosse, 9. XI. 1977. Measurements and counts were taken from specimens for which sexes are given.

Etymology: The species is dedicated to Mr. Horst Linke, who collected a large part of the type material.

Diagnosis: A moderately deep species of the *regani* group (Kullander, 1980b) with slight sexual dimorphism, closely related to *A. commbrae* (Regan) and *A. inconspicua* Kullander, with which it shares a so-called tail spot, formed by the confluence of the caudal spot and the intensified bar 7. Abdominal markings consist of vertical stripes in one to three horizontal scale series below the anterior lateral band, instead of dark spots forming horizontal abdominal stripes. The caudal fin is vertically striped only in the posteriormost part in some specimens. The interorbital is very wide ($\bar{x} = 9.7$, $n = 28$). The lower lateral lines bear one to four canals in 17 of 25 specimens from which counts were taken.

Description: Body shape and coloration of preserved and living specimens are given in Figures 5—7. Morphometric data from 28 specimens are summarized in Table 2. The following data are from 28 specimens. Frequency is given in parentheses.

Body shape similar to *A. inconspicua* but slightly deeper. Head slightly shorter, deeper and wider. Sexual dimorphism slight in specimens of same size, restricted to pelvic ray lenght ($\bar{x} = 37.8$ % of SL in males, $n = 13$; $\bar{x} = 34.2$ in females, $n = 15$) and to dorsal spine length ($\bar{x} = 18.5$ in males, $\bar{x} = 17.1$ in females). Males grow bigger (biggest male 42.1 mm SL, biggest female 34.4 mm SL) and then develop more produced soft anal, dorsal and pelvic fins and a coloration very different from females (cf. below).

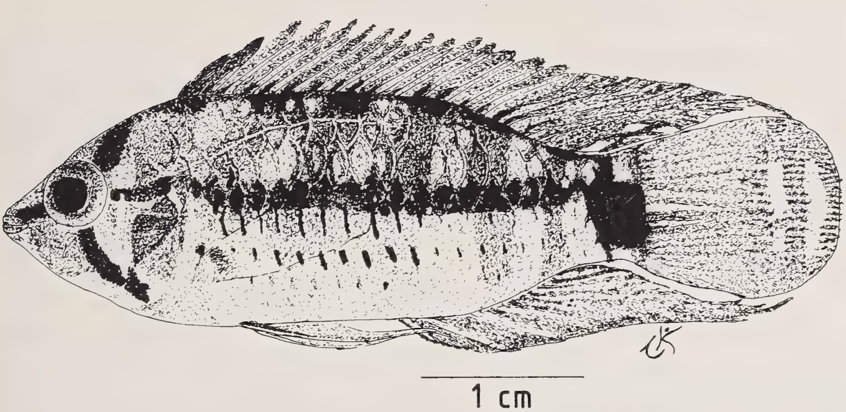


Fig. 5: *Apistogramma linkei* n. sp., sketch of the holotype ZFMK 13323.

Scales in a lateral series 22 (21) or 23 (4). Cheek scales generally arranged in 3 rows, one additional row in large males, restricted to posteroventral corner. Squ. op.: 9 (3), 10 (7), 11 (3), 12 (7), 14 (1), 15 (1); Squ. sop.: 3 (1), 4 (6), 5 (3), 6 (5), 7 (6), 9 (1); Squ. iop.: 3 (27) or 4 (1). Interopercular and anterior subopercular scales deeply embedded under the skin and very difficult to detect. All scales ctenoid except between orbits at predorsal midline, from pelvic fin base anteriorly on chest, on sub- and interoperculum, ventrally on operculum, anteriorly on cheek and posteriorly on caudal fin. Upper lateral line on third scale series above that including lower lateral line, on 11 (1), 12 (4), 13 (6), 14 (8), 15 (7) or 16 (1) scales, 6 (1), 7 (2), 8 (2), 9 (6), 10 (8) or 11 (8) with canals; 1—4 subserial pores. Lower lateral line on 5 (1), 6 (4), 7 (13), 8 (7) scales, with 1 (5), 2 (6), 3 (5), 4 (1) or 0 (8) canals, continued on caudal fin as one pored scale in most specimens. Caudal fin scaled on first quarter in up to eight vertical rows. Cephalic lateralis pores arranged as illustrated in Fig. 8.

Fin counts: D. XV. 6i (1), XVI. 5i (1), XVI. 6 (19), XVI. 6i (5), XVI. 7 (1), XVII. 5i (1). A. III. 6 (22), III. 6i (6). P. 11 (9), 12 (16), 13 (3). Dorsal subequal in length from 5th; lappets short, pointed in males, pointed or truncate in females and small males; third ray longest, to the end of dorsal fin in largest males, to half of caudal fin in biggest female, or not reaching half of caudal fin in smaller males and females. Soft anal fin similar to soft dorsal fin, but in most specimens slightly shorter. Differences in males and females of same size small, in males only slightly more pointed fins. Caudal fin rounded in both sexes. Pectoral fin asymmetrical, 4th—6th ray longest. Pelvic fin short in females and small males, reaching to base of 1st or 2nd anal spine, to base of first anal ray in largest female, pointed in large males, reaching base of 3rd anal ray in largest specimen.

Jaw teeth subconical, recurved, in 3 rows anteriorly in both jaws, 46/44 teeth in first row of upper/lower jaw in largest specimen. Lower pharyngeal teeth regularly arranged, anterior teeth simple, posteriormost inner teeth biggest, bicuspid or tricuspid. Both shapes found in neighbouring teeth of all three tooth plates examined (from ZFMK 13367, ZFMK 2269 and IRSNB 696).

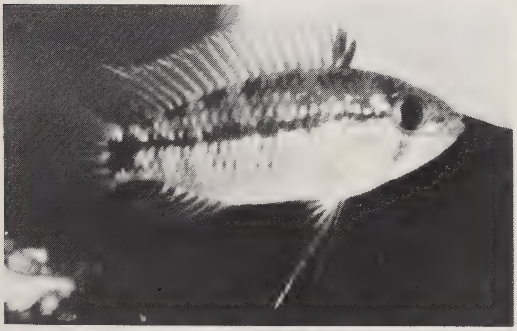
Free edge of preoperculum serrated in 22 of 27 specimens, 2—18 denticuli, $\bar{x} = 10.1$ ($n = 22$). First ceratobranchial with 2—4 external rakers. Vertebrae 12 + 12 (21). 12 + 13 (1), 13 + 11 (1), 13 + 12 (1).

Coloration (preserved specimens): Holotype: Pale greyish-brownish with dark brown markings. Bars most distinct above lateral band, broader than interspaces, leaving intensified dark spots at dorsal fin base. Bar 5 and 6 also distinct below lateral band. Bar 7 very intensely pigmented over the whole depth of the caudal peduncle, continuous with an ovalic caudal spot, forming a marking called tail spot by Kullander (1982a). Lateral band originates in a narrow postorbital stripe, about one scale deep, running on the scale series

Table 2: Morphometry of *Apistrogramma linkei* sp.n.; for explanation see Tab 1.

Measurement	n	Mean	Range
Head length	28	31.2	29.8—32.3
Head depth	28	28.1	26.4—31.1
Body depth	28	37.1	34.3—40.6
Predorsal length	28	36.5	33.8—39.9
Prepelvic length	28	40.1	37.8—41.9
Orbit diameter	28	12.5	11.5—13.6
Snout length	28	4.9	3.8— 6.2
Cheek depth	28	6.2	4.9— 9.3
Head width	28	18.5	17.1—19.7
Interorbital width	28	9.7	8.9—10.8
Preorbital depth	26	2.7	1.8— 3.6
Upper jaw length	28	10.9	9.5—12.6
Lower jaw length	27	13.6	11.9—14.5
Postorb. head length	28	15.0	13.3—16.6
CPD	28	16.9	15.6—18.3
CPL	28	12.8	11.0—14.8
Dorsal base length	28	61.4	58.4—67.2
Anal base length	28	23.0	21.1—25.0
Pectoral fin length	28	31.9	27.7—34.4
Pelvic spine length	28	15.9	13.9—17.2
Pelvic ray length	28	35.9	28.4—50.9
Last D spine length	28	17.8	16.2—19.5
Last A spine length	28	18.7	16.7—10.2

above that including the lower lateral line, reaching into the tail spot posteriorly. Suborbital stripe to edge of sub- and interoperculum; dorsally interrupted on preoperculum. Moderately wide distinct superorbital stripe running from eye to dorsal midline. Preorbital stripe apparent. A big pectoral spot in upper edge of pectoral axilla. Abdominal markings consisting of vertical stripes, formed by very dark pigment on free skin between every two scales of one scale row, most distinct in first and second horizontal row below lateral band, from pectoral axilla to bar 4, less distinct more posteriorly and in third scale series below lateral band. Dorsal fin dusky with some light spots in soft part posteriorly, but not forming conspicuous terminal spot stripes; anal fin similar. Membranes of two anterior dorsal fin spines black, darker areas at bar origins basally between spines. Caudal fin dusky with some light horizontal stripes just behind tail spot and two light vertical stripes posteriorly. Pectoral fin transparent with some dark pigment basally. Pelvic fins dusky, with spine and membranes of first rays darkened. No distinct midventral stripe. Paratypes: Markings similar to those of holotype, but females and smaller males with distinct midventral stripe. Abdominal markings include dark horizontal stripes in some specimens, formed by dark pigmentation arranged below central portion of each scale, but never as distinct as vertical stripes, which are present in all but one aberrant specimen, in which skin bearing the dark pigment of vertical stripes is lying below and not between scales. Caudal fin immaculate or irregularly dotted in most paratypes. Only big males with one to four vertical stripes posteriorly. Outer pelvic fin darker pigmented in females. Some of the paratypes somewhat faded, but showing most black markings. Lateral band sometimes reduced to spots where crossed by bars. Abdominal markings often faded, but vertical stripes remaining most prominent. Only ZFMK 2303 has lost all pigmentation.



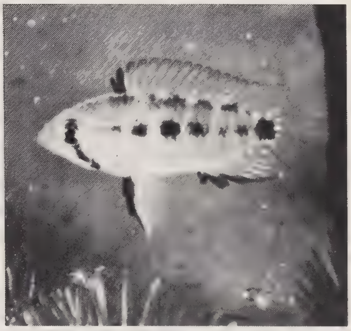


Fig. 6 (left side): Living male of *Apistogramma linkei* n. sp. — Fig. 7 (right side): Female in breeding pattern. — Photos: I. Koslowski.

Life coloration: From observations of several adult males and females. Ground colour of adult males a metallic blue, brownish to olivaceous on nape and back, whitish in belly region. An orange—yellow area on lower operculum and on suboperculum, in some specimens reaching onto body, around pectoral fin base to about fourth vertical scale series behind the base. A lateral band running from eye to tail spot, but most of the time interrupted, then only distinct where crossed by bars. Tail spot most distinct marking in all moods. Bars sometimes visible, especially in aggressive specimens, most distinct above lateral band, bars 4—6 also visible below lateral band. Suborbital and superorbital stripe apparent most of the time, but fading in aggressive specimens. Cheek and gill-covers with lots of blue spots and stripes, some of them reaching into posteroventral orange—yellow area. Scales on nape dark brownish, with distinct light edges. Vertical abdominal stripes most distinct in aggressive specimens. Caudal fin dark greyish between rays, looking like horizontal stripes. Up to four light vertical stripes in posteriormost part and some light spots just behind tail spot. Dorsal fin dark greyish basally and at its edge, bluish in middle part. Anal fin similar. Soft part of anal and dorsal fin with light spots and stripes. One or two anterior dorsal fin spines and membranes black. Dark greyish fin coloration turning to reddish in aggressive specimens. Pelvic fins with a dark spine, bluish on first rays, transparent inwards, produced membrane with a white tip.

Females: Dark markings similar to those of males. Ground colour greyish turning to yellow in prespawning phase. Orange—yellow colour on gill-cover and anterior body missing in females. Breeding pattern of females consisting of black suborbital stripe, black midventral stripe, black outer pelvic fins, dark edged anal fin and two black dorsal fin spines and membranes. Lateral band dark black, almost always spotted, bar 2 to bar 4 spot most distinct, as black as tail spot. Bars often visible above lateral band, especially at dorsal fin base, but never as black as lateral band. Dark vertical abdominal markings apparent during whole reproductive period, most distinct in females defending their brood. No vertical caudal fin stripes shown among females observed.

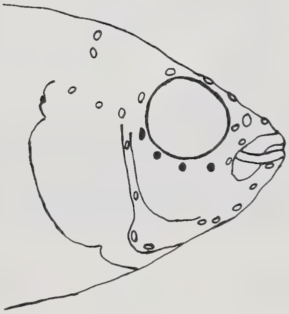


Fig. 8: Arrangement of cephalic lateralis pores in the holotype of *Apistogramma linkei* n. sp., lateral aspect. Anteriormost two mandibular pores not visible in this aspect. Four infraorbital lateralis foramina as black dots below the eye. Other pores as open circles.

Reproductive behaviour: *Apistogramma linkei* is a concealment brooder, laying its eggs on the ceiling of rock caves. Females take care of eggs and larvae until the fry is free swimming. At this time the male sometimes takes part in leading the young, while it is only defending the outer territory before. Males sometimes spawn with several females in their territory and, therefore, tend to be polygamous under aquarium conditions.

Ecology: A detailed description of habitats of *A. linkei* can be found in Linke & Staeck (1984) and Lüling (1969). Data on sta. B 10 are given in the description of *A. staecki. Apistogramma linkei* is found in small lagunas or somewhat deeper pond-like waters, with much floating vegetation. Other cichlids collected together with *A. linkei* are *Apistogramma luelingi*, *Apistogramma staecki*, *Aequidens dorsiger*, *Aequidens* c.f *vittatus*, *Crenicichla lepidota* and *Cichlasoma boliviense.* Only the *Apistogramma* species were identified by me. Small specimens collected from April to October indicate a breeding period at least from January to September.

Distribution: *Apistogramma linkei* is so far known from the Rio Mamoré system, from Santa Cruz in the south to Trinidad in the north and from the nearby Rio Surucusi, a tributary to the Rio San Miguel.

Discussion

The two new species described in this paper apparently represent different lineages within the genus *Apistogramma.* The relationships of *A. staecki* remain obscure, but its affinities are probably with the *steindachneri* species group. The narrow lateral band, the split bar pattern and the posteroventrally broadening suborbital stripe may be derived character states shared by the three species of the *steindachneri* group. The split bars, typical for all four species, are well visible in freshly preserved material, but they are fading after some time. I was able to observe this process during the month of studying the *A. staecki* material. Therefore, it is understandable, that split bars are not found in specimens of the *steindachneri* group species, preserved for a longer period of time. Living specimens of *A. staecki* as well as of the three species of the *steindachneri* group show the split bars very prominent when in aggressive mood. Moreover they are able to reduce the suborbital stripe to an ocellus-like spot at the gill-cover edge in lateral and frontal display. *Apistogramma steindachneri* (Regan) most closely resembles *A. staecki* since males also develop streamers in the caudal fin and pointed dorsal fin lappets. Differences between *A. staecki* and the species of the *steindachneri* group are summarized in Table 3.

The few lower lateral line canals in *A. staecki* probably to some extend reflect the relative small size of the wild specimens, since I found two and four canals in the two males grown up in aquaria. Kullander (1980b) found pores to be

Table 3: Differences between *Apistogramma staecki* and two species of the *steindachneri* group, *A. steindachneri* and *A. hippolytae*. Data on *A. steindachneri* from five specimes of ZMH 2805, from ZMH 16698 amd ZMH 5682 (holotype of *A. wickleri*); data given in parentheses from Surinamese material studied by Kullander (pers. comm.); data on *A. hippolytae* from Kullander (1982b), except maximum size which is from ZFMK 13468 (import specimen from Brazil).

Character	*Apistogramma staecki*	*A. steindachneri / A. hippolytae*
Flank spot	absent	present
Lateral band	on and above lower lateral line	distinctly above lower lateral line
Infraorbital lateralis foramina	3	4
Lower lateral line canals	0–4, $\bar{x}$ = 0.3, n = 31	4–6, $\bar{x}$ = 5 (3–7, $\bar{x}$ = 5.1) / 5–7, $\bar{x}$ = 6
Opercular scales	12–18, $\bar{x}$ = 14.3	9–12, $\bar{x}$ = 9.8 (8–12, $\bar{x}$ = 9.9) / 10–12, $\bar{x}$ = 11.4
Subopercular scales	5–11, $\bar{x}$ = 8.3	3–4, $\bar{x}$ = 3.2 (2–4, $\bar{x}$ = 3.2) / 3–4, $\bar{x}$ = 3.7
Maximum size of aquarium raised specimes	32.1 mm SL	75.6 mm SL / 43.0 mm SL

Table 4: Differences between *Apistogramma linkei*, *A. commbrae* and *A. inconspicua*. Data on A. commbrae from personal examination of five specimes (BMNH 1900.4.14:16, lectotype; BMNH 1895.1.30:6–7; BMNH 1935.6.4:466–467) and from Kullander (1982a), in parentheses. Data on *A. inconspicua* from personal examination of two specimens (NRM A82/3405; ZMH 5686) and from Kullander (1983a), in parentheses.

Character	*A. linkei*	*A. commbrae*	*A. inconspicua*
Interorbital width	$\bar{x}$ = 9.7	$\bar{x}$ = 8.3 (8.1)	$\bar{x}$ = 8.2 (7.8)
Dorsal spine number	$\bar{x}$ = 16.0	$\bar{x}$ = 16.0 (16.1)	$\bar{x}$ = 15.0 (15.0)
Abdominal stripes	distinct vertical stripes	distinct horizontal spot stripes	Inconspicuous horizontal spot stripes
Caudal fin stripes	only in posterior part of fin	on whole fin length in middle part of fin	on whole fin length over whole fin depth
Lateral band	running into tail spot	running into tail spot	ending in bar 6

the ontogenetic precursor of canals in *Apistogramma.* Nevertheless, even a count of four lower lateral line canals is low in contrast to those of similar-sized species of the *steindachneri* group, but low counts for lower lateral line canals are typical for *Apistogramma* species with a southern distribution (cf. Kullander 1982a).

Apistogramma eunotus Kullander, a *regani* group species from Peru, has been described as having bar 6 split vertically below the lateral band, but *A. eunotus* is otherwise very distinct from *A. staecki* in body shape and coloration.

The localities of *A. staecki* in the Rio Mamoré are distant from those of the potentially related *steindachneri* group species in the Rio Negro and Lake Manacapuru (*A. hippolytae*) and in the Guianas [(*A. steindachneri, A. rupununi*[2] (Fowler)], but the Rio Madeira system uniting both areas is far from well collected.

Apistogramma linkei is a species of the *regani* group, species of which are characterized by a lateral band without lateral spot, rather prominent bars and only slight sexual dimorphism. The tail spot apparent in *A. linkei* seems to be synapomorphous with the spot visible in two other species of the *regani* group, *A. inconspicua* from the Guaporé and Paraguay basin and *A. Commbrae* from the Paraguay basin. All three species are quite similar to each other in regard to other aspects. Differences between the three forms are summarized in Table 4.

Apistogramma inconspicua was described having tricuspid teeth on the lower pharyngeal tooth plate and Kullander stressed this as a difference to *A. commbrae* and *A. linkei.* The finding of tricuspid and bicuspid shape in neighbouring teeth on all three pharyngeal tooth plates of *A. linkei* studied by me, including the one figured in Kullander (1983a, Fig. 9) indicates that the taxonomic relevance of this character should be treated with some caution and that more detailed studies of pharyngeal teeth in *Apistogramma* species are necessary.

It is interesting that *A. inconspicua,* which is distributed between the known ranges of *A. commbrae* and *A. linkei* is not intermediate between these forms in most aspects, as one would expect. *A. linkei* and *A. commbrae* are more similar to each other than to *A. inconspicua* in, e. g., lateral band pattern, caudal fin coloration and dorsal spine number.

Aquarium imports from the Paraguay region indicate that there may be more than three species in this group. One must await more collections from the upper Paraguay and Guaporé basin before relationships can be discussed with more security.

---

[2] *Apistogramma rupununi,* treated as a synonym of *A. steindachneri* in Kullander (1980b), turned out to be a valid species, according to reexamination of the type material (Kullander, pers. comm.). It may be conspecific with the „Zweifleck-Apistogramma" (cf. Kullander 1982b).

The relationships of the three tail-spot forms with other species of the *regani* group must remain unsolved at present, but it should be mentioned that a species so far known only from aquarium imports from the Paraguay region features a marking very similar to the tail spot. In this species the lateral band is running into bar 7, which is distinctly pigmented over the whole vertical of the caudal peduncle and only slightly separated from an ovalic caudal spot.

Apistogramma nijsseni Kullander, a Peruvian species also featuring a tail spot, is very different in other respects, e. g., in lacking a lateral band but showing a large lateral spot. It is certainly not closer related to the other three tail-spot forms.

Apistogramma luelingi, the third species of the genus inhabiting the Rio Mamoré system is easily distinguishable from *A. linkei* on body shape and colour pattern alone, but is superficially similar to *A. staecki* in body shape at least in small specimens. Both have a well-scaled operculum and suboperculum, some similar colour marks and reduced lower lateral line. They differ strikingly in anal fin spine number, i. e., 3 in *A. staecki* (also in *A. linkei*), but 4, rarely 5 or 6 in *A. luelingi*. Reexamination of the three-spined specimen of *A. luelingi* (ZFMK 2303) reported by Kullander (1976) shows that it belongs to *A. linkei*; a six-spined specimen from the upper Guaporé recorded by Kullander (1976, 1980b) I found to agree with *A. luelingi* in almost all respects and a single specimen with five spines is known from fresh material (ZFMK 13318) of *A. luelingi*.

Cephalic lateralis pores in *Apistogramma* species were figured recently in Kullander (1980b, p. 32). I found differences in their number in *A. staecki* on the one hand and in species of the *steindachneri* group and *A. linkei* on the other hand. Species of the *steindachneri* group show an arrangement as figured for *A. linkei* (Fig. 8), but *A. staecki* is characterized by the reduction of the infraorbital series to three pores. Reductions of infraorbital pores were also found in species of the *agassizii* group, the *gibbiceps* group, the *pertensis* group (but not in *A. pertensis* (Haseman) itself) and in *A. cacatuoides* and *A. luelingi*; all species of the *macmasteri* group and the *regani* group examined by me have four infraorbital lateralis foramina (all groups defined in Kullander 1980b).A discussion of this character must await a detailed examination of head pores and underlying osteology in all *Apistogramma* species of which material is available.

It has been stressed that *A. staecki* seems to occur only in more acid waters, whereas *A. linkei* is also found in waters with an alcalicid pH (Linke & Staeck 1984). Lüling also collected *A. linkei* in alcalicid waters, whereas *A. luelingi* seems to inhabit only acid waters in the Todos Santos area (Lüling 1969). It is interesting that *A. linkei* seems to tolerate greater differences in pH-values and lives sympatrically with *A. luelingi* and *A. staecki*, whereas those two species seem to prefer acid waters and have not been collected together so far. This indicates concurrency between the two species, but more collections from other places in the Rio Mamoré system are necessary before this can be discussed in detail.

Acknowledgements

I would like to thank the collectors, Mr. Horst Linke and Dr. Wolfgang Staeck, for directing their material into my hands and for some living specimens for further aquarium observations. Dr. Staeck also provided information on habitats, breeding colour patterns and reproductive behaviour and Mr. Linke photographed Fig. 2 and 3. I am indebted to Miss Bernice Brewster (BMNH), Dr. Jean-Pierre Gosse and Mr. Louis Walschaerts (IRSNB), Dr. Sven O. Kullander (NRM), Mr. Horst Zetsche and Dr. Wolfgang Klausewitz (SMF), Dr. Han Nijssen and Dr. Isaac Isbruecker (ZMA) and Prof. Horst Wilkens (ZMH) for the loan of comparitive material, to Dr. Kullander also for supplying information concerning specimens not examined by me and useful critical comments on the manuscript. I am grateful to Dr. Klaus Busse (ZFMK) for providing working space and writing the Spanish summary, to Mr. Horst Zetsche for making the radiographs, and to Mr. Rainer Stawikowski for correcting my English.

Zusammenfassung

Zwei neue Arten der Gattung *Apistogramma* werden aus dem Rio Mamoré System in Bolivien beschrieben. — *Apistogramma staecki* n.sp. ist eine Art mit ausgeprägten Geschlechtsunterschieden in der Beflossung und wird durch senkrecht gespaltene Querbinden 5 und 6, gelegentlich auch 4 in frisch konserviertem Material charakterisiert. Dieses Merkmal teilt sie mit Arten der *steindachneri* Gruppe aus dem mittleren Amazonasgebiet und den Guayana-Ländern. Von diesen unterscheidet sich *A. staecki* zum Beispiel durch das Fehlen eines Flankenflecks, einer höheren Anzahl operkulärer Schuppen und die geringere Anzahl von Kanälen in der unteren Seitenlinie. — *Apistogramma linkei* n.sp. gehört zur *regani* Gruppe und ist nahe mit *Apistogramma commbrae* und *Apistogramma inconspicua* verwandt. Die drei Arten weisen als gemeinsames abgeleitetes Merkmal einen sogenannten Schwanzfleck auf. *Apistogramma linkei* unterscheidet sich von den beiden anderen Arten unter anderem durch das Vorhandensein deutlicher vertikaler Striche anstelle von Längsstreifen als Abdominalmarkierungen und eine wesentlich größere Interorbitalbreite. Die Schwanzflosse ist außerdem nur in ihrem hinteren Randbereich vertikal gestreift. — Die dritte im Rio Mamoré System vorkommende Art, *Apistogramma luelingi*, kann von den beiden neu beschriebenen Arten leicht anhand der größeren Zahl an Afterflossenstacheln (4 oder mehr anstelle von 3) unerschieden werden.

Resumen

Se describen dos especies del género *Apistogramma* de sistema hidrográfico del Rio Mamoré en Bolivia. — *Apistogramma staecki* n. sp. es una especie caracterizada por un notable dimorfismo sexual en las aletas y por el hecho de que las bandas verticales

5 y 6 (a veces tambien la banda 4) aparecen divididas verticalmente en material recién conservado. Esta característica la comparte con especies del grupo *steindachneri* de la Amazonía central y de las Guayanas. De estas últimas *A. staecki* difiere por ejemplo por la falta de una mancha en los flancos, por poseer mayor cantidad de escamas operculares y por su menor número de canaliculos en la linea lateral inferior. — *Apistogramma linkei* n. sp. pertenece al grupo *regani* y está cercanamente emparentado con *A. commbrae* y *A. inconspicua.* Estas tres especies tienen la característica derivada, de poseer una así llamada mancha caudal. Pero entre ellas *A. linkei* se caracteriza por la presencia de lineas verticales conspicuas en vez de estrías horizontales como marcas abdominales. Además tiene una distancia interorbital notablemente mayor. La aleta caudal tiene estrías verticales sólo en su borde posterior. — La tercera especie de este género presente en el sistema del Rio Mamoré, *Apistogramma luelingi*, es fácil de diferenciar de las dos nuevas especies por su mayor cantidad de espinas en la aleta anal (4 o más en vez de 3).

References

Busse, K. (1984): Fische. In G. Rheinwald: Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. — Bonn. zool. Monogr. 19: 215—224.

Cope, E. D. (1872): On the fishes of the Ambyiacu river. — Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 1871: 250—294.

Kullander, S. O. (1976): *Apistogramma luelingi* sp. nov., a new cichlid fish from Bolivia. — Bonn. zool. Beitr. 27: 258—266.

— (1979): Description of a new species of the genus *Apistogramma* from Peru. — Revue suisse Zool. 86: 937—945.

— (1980a): Description of a new species of *Apistogramma* from the Rio Madeira system in Brazil. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterd. 7: 157—165.

— (1980b): A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species. — Bonn. zool. Monogr. 14: 1—152.

— (1980c): A redescription of the South American cichlid fish *Papiliochromis ramirezi* (Myers & Harry, 1948). — Stud. neotr. Fauna Envir. 15: 91—108.

— (1981): Description of a new species of *Apistogramma* from the upper Amazonas basin. — Bonn. zool. Beitr. 32: 183—194.

— (1982a): Cichlid fishes from the La Plata basin. Part II. *Apistogramma commbrae* (Regan, 1906). — Revue suisse Zool. 89: 33—48.

— (1982b): Beschreibung einer neuen *Apistogramma*-Art aus Zentral-Amazonien. — Dtsch. Cichliden Ges.-Inform. 13: 181—193.

— (1983a): Cichlid fishes from the La Plata basin. Part IV. Review of the *Apistogramma* species, with a description of a new species. — Zool. Scr. 11: 307—313. (for 1982, published March 1983).

— (1983b): A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma.* — 296 pp. Stockholm.

Linke, H. & W. Staeck (1984): Amerikanische Cichliden, I. Kleine Buntbarsche. — 194 pp. Melle.

Lüling, K. H. (1969): Auf Fischfang in den Urwäldern am Rio Chapare und Rio Chipiriri in Ostbolivien. — Aqua-Terra 6 (5): 56—60, (6): 65—72, (7): 73—81.

Ingo Koslowski, Fette Wiese 14, D-4650 Gelsenkirchen.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 163—176	Bonn, Mai 1985

On the biology and ecology of *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) (Teleostei, Cyprinodontiformes) in the Aheron-Kokitos-River-Drainage in northwestern Greece

by

J. Das

Valenciennes (1846) described a new fish species from the northeastern part of Spain, and he named it *Hydrargyra hispanica.* It belongs to the order Cyprinodontiformes (sensu Parenti, 1981). Günther (1866) relocated this species to the genus *Fundulus* (Lacépède, 1803). Myers (1928) set up the new genus *Valencia* for *F. hispanicus.* In 1880, Sauvage described *Fundulus Letourneuxi* from the Ionian Island of Corfu. Oliva (1965) suggested that *F. letourneuxi* might at species level be identical to *V. hispanica.* But most recent results (Villwock, Scholl & Labhart 1982) indicate that *V. letourneuxi* seems to be a separate species. Whereas *V. hispanica* frequently has been mentioned in the literature on European fishes (e. g. Berg 1932; Ladiges & Vogt 1979; Maitland 1977), the Eastern European population of *Valencia* (= *V. letourneuxi*) has largely been overlooked (e. g. Berg 1932; Maitland 1977) or its existence has been questioned (Ladiges & Vogt 1979; Villwock 1970). The reason may be that up to 1975, *V. letourneuxi* only sporadically has been found in Southeastern Europe, e. g. on Corfu (Sauvage 1880; Oliva 1965), in the Louros- and Aheron-river-valleys in Greece (Stephanidis 1939; 1974), and in Lake Butrinto in Albania (Oliva 1961). During the last five years our knowledge about *V. letourneuxi* has largely been increased through the efforts of amateur ichthyologists and aquarists. They have searched for this fish species in Greece and reported their findings in aquaristic journals (Labhart 1980; Baun in Seegers 1980a; Woeltjes 1982). During a vaccation in the spring of 1982, Das (1983) found further habitats of this species and inspected a locality described by Stephanidis (1974). Some observations on the ecology, the biology, and the waterf chemistry will be portrayed in this paper. The distribution pattern of the habitats of *V. letourneuxi* (Greek name: "Zournas"; Stephanidis 1974) in Eastern Europe, which so far have been reported, are marked in fig. 1. In addition, the environments of the localities visited by the author are shown on a larger scale (fig. 1; A, B).

Materials and methods

The fishes were caught from the banks of the habitats with a spoon net (∅: 32 cm; lenght: 42 cm; mesh size: 0.3 cm; length of the shaft: 2.5 m). The contents of the net were inspected and subsequently the animals caught were released in the water (except the specimens mentioned in the text). The chemical parameters were determined by the "Aquamerck Wasserlabor 1102", Merck, Darmstadt, FRG. The temperature and the consistency (ϱ 18°C) were measured by a calibrated liquid thermometer, resp. areometer.

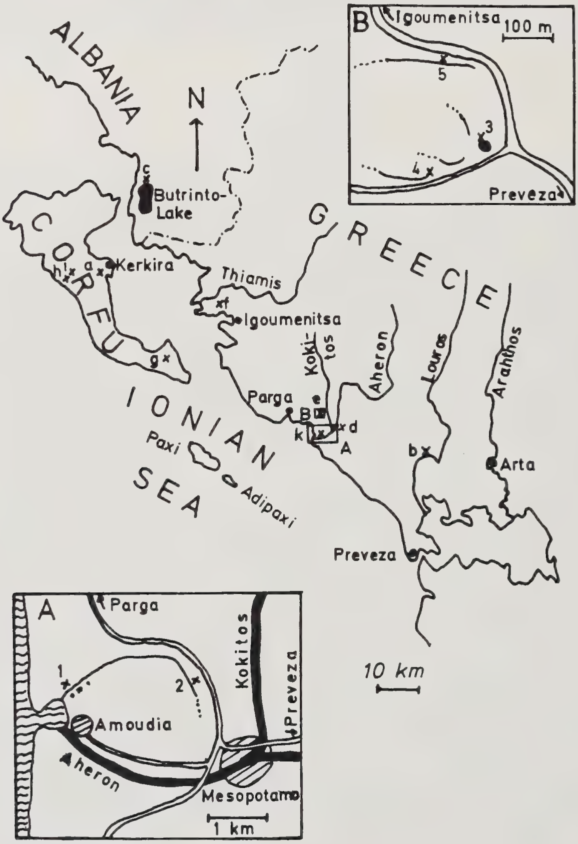

ALBANIA
N
B
Igoumenitsa
100 m
5
3
4
Preveza
c
Butrinto-Lake
CORFU
GREECE
a
h
i
Kerkira
Thiamis
f
Igoumenitsa
Koki-tos
Aheron
Louros
Arahthos
g
IONIAN SEA
Parga
e
B
d
k
A
b
Arta
Paxi
Adipaxi
Preveza
10 km
A
Parga
Kokitos
Preveza
1
2
Amoudia
Aheron
Mesopotamo
1 km

Fig. 1: Habitats of *Valencia letourneuxi* in South Eastern Europe. The small letters indicate the habitats in the order of their discovery: a: Sauvage (1880), Oliva (1965), Woeltjes (1982); b: Stephanidis (1939); c: Oliva (1961); d: Stephanidis (1974); e: Stephanidis (1974), Das (this paper); f: Labhart (1980); g: Baun (Seegers, 1980); h: and i: Woeltjes (1982): k: Das (this paper). Insert A: Flat at the mouth of the Aheron-river. Insert B: Valley west of Kipseli. (The numbers correspond to the habitats mentioned in the text.)

Results

The climate in Greece is of great influence on the water conditions. In maritime Greece, the weather is predominantly mild and rainy in the winter and hot and dry in the summer. The rainy season is on Corfu (Corfu may be vicarious for the opposite mainland) extending from October to March; the minimal rainfall occurs in July (Anonymous 1969). This climatic cycle may be modified in different ways: For instance, when the author entered Greece at April 16, the weather was warm and sunny (20—25°C). On April 20, the weather changed and became, with the exception of a few days, rainy and cool until May 1. The last days of April were characterized by heavy showers in the night and in the morning; in the afternoon, the weather cleared up. On May 2, the weather was overcast but dry. By May 3, the warm and sunny weather returned and lasted until on May 14 the author left Greece. It continued throughout the summer of 1982 and led to a heat wave and drought in Greece.

Habitats in the flat at the mouth of the Aheron-River
(Fig. 1, A)

The Aheron is one of the great rivers which drain from the highlands of Epirus into the Ionian Sea. It springs forth near Mount Tomaros and flows into the sea after a course of about 60 km, south of Parga. The flat at the mouth of the Aheron river is almost circular and measures about 3 km in diameter. It opens in the west to a bay of a width of 500 m which in the north and in the south is bordered by rocky hills which extend in the sea. These hills enclose the flat like a horseshoe. Opposite to the bay, near the village of Mesopotamo at the road from Preveza to Parga, the hills are lowest. Here, the Aheron-river enters the flat. In the southwestern part near the beach at the right side of the mouth of the Aheron-river, the small village of Amoudia is situated. An

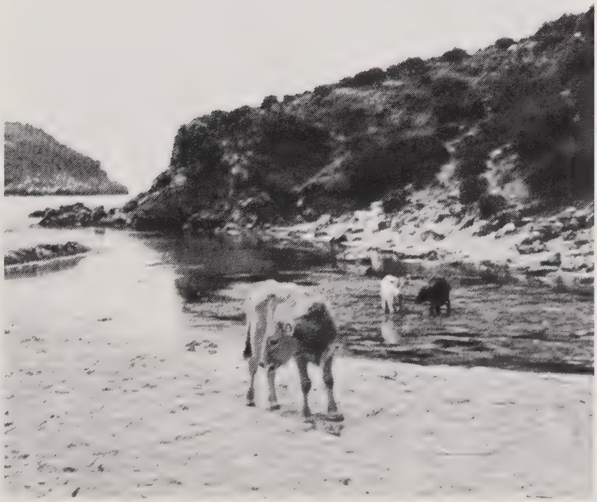


Fig. 2: Creek at the north of the bay near the mouth of the Aheron-River at habitat 1.

asphalt road of a length of 3 km leads from Mesopotamo to this site. The marshy flat is drained by some ditches. Where the marshy ground is sufficiently solid, the green flat is used as pastureland (horses, cattle, goats, pigs). In the environment of Mesopotamo, cotton is cultivated. The neighbouring hills are sparsely covered with Xerophytes which are grazed by sheeps and goats.

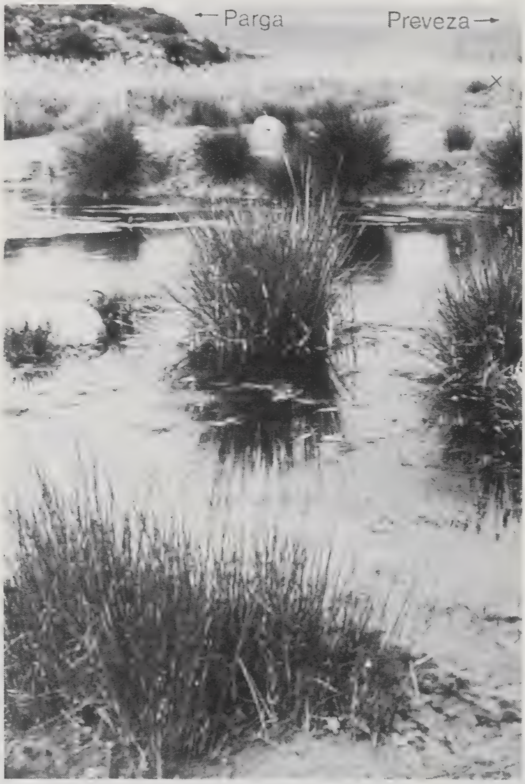


Fig. 3: Habitat 1. In the bights and in the stagnant water near the bank *V. letourneuxi* was found. At the slope of the hill in the background, the road from Preveza to Parga can be seen. At the bottom of the hill (X) habitat 2 is situated.

Habitat 1

(Fig. 1, A; fig. 2; fig. 3; table 1)

Only the characteristics of the habitats are given in the description. Further details are presented in table 1.

Northern end of the bay; a creek runs (velocity: 20 cm/sec.) alongside the rocks into the sea (fig. 2). Width of the creek: up to 10 m, depth: 1 m. About 50 m upstream small bights overgrown with *Myriophyllum* spec. and wads of

Chlorophyceae. In the bights *Valencia letourneuxi* (length: 2—4 cm) and *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1854). Salty taste of the water; consistency (ϱ18 °C) smaller than 1.005. In the clear, reedy pools at the left side of the creek, connected in part with the same by small ditches, no *Valencia*, but *Gambusia affinis* in great number as well as toads and frogs (*Bufo viridis*, *Rana ridibunda*, *R. graeca*) which were in their spawning season.

The swimming *Valencia* could be easily distinguished from the accompanying and in the shape of the body similar *Gambusia* by observation of the white reflection of the eyes (Labhart 1980) from a position above the water.

Upstream, the current of the creek slowed down. After a few hundred meters, the salinity decreased until salt no longer could be tasted. The contents of minerals remained great. The source of brackish water in the lower course of the creek could not be detected. No surface affluent could be seen. Upstream, at decreasing flow, a thick layer of spherical (∅: 0.5—1.5 cm), crisped green algae covered the surface of the water. When at random pulling the spoon net through this layer of floating algae near the bank, up to 6 *V. letourneuxi* could be caught with the net. Females were more numerous (5 x) than males. The ratio of the number of *Gambusia* and the number of *Valencia* caught which was 3 near the mouth (habitat 1) decreased until, at habitat 2, no *Gambusia* was found.

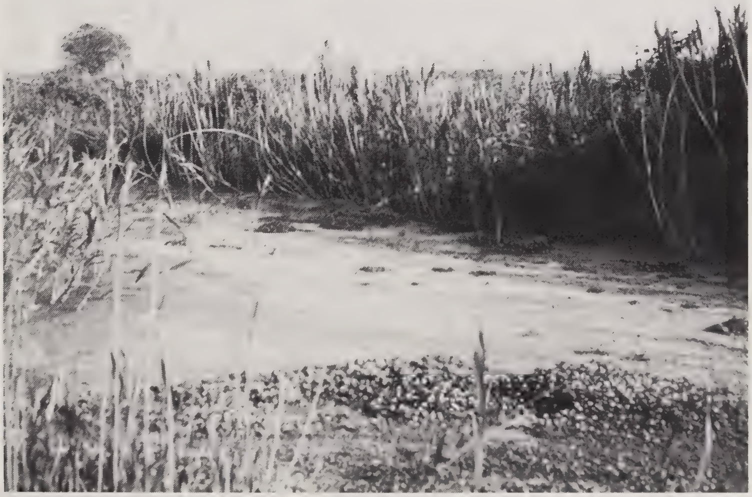


Fig. 4: Habitat 2. The surface of the water is covered by a dense layer of crisped, spherical algae.

Habitat 2
(Fig. 1, A; fig. 4; table 1)

Same creek as habitat 1; 3 km upstream; below the road Preveza — Parga. Width: 5 m; depth: 1.5 m. Stagnant water.

From this locality, 8 living *V. letourneuxi* (3 males, 5 females; length: 2—3 cm) were brought to Germany. An accurate determination of these specimens revealed that the meristic dates agree with those of the *Valencia* from Corfu (Oliva, 1965), Three specimens have been left in the custody of the Museum Alexander Koenig, Bonn, FRG (Collection Numbers: ZFMK 12.901 — 12.903).

Live colouration of the male: body brownish-olive with up to 10 blue iridescent vertical bars on the flanks ranging from the vent to the tail head of the caudal fin; trunk with a few silver spots; belly silver or golden; opercula silver or golden metallic; dorsal and caudal fins with 3 to 4 rows of black dots between the fin rays semicircular around the bases of the fins; remaining fins colourless. Live colouration of the female: similar to the male, except all fins colourless, no vertical blueish bars, silver spots even at the tails (fig. 5 a, b). A coloured photograph of the fishes has been published (Das, 1984).

Habitats in a spring valley west of Kipseli
(Fig. 1, B)

Stephanidis (1974) reports about a finding of *V. letourneuxi* in "a spring west of the village Kypseli". Kipseli is situated in the Kokitos-river-valley (the Kokitos is the main tributary to the Aheron) at a by-road leading from the main road: Preveza — Igoumenitsa to the village of Gliki. Kipseli is located at the eastern slope of a rocky hill. The hilltop ist found directly west of Kipseli. The road: Preveza — Igoumenitsa by-passes the hill to the West. About 1 km after the bifurcation to Kipseli, in the airline west of this village, the road enters a marshy valley closely covered with vegetation (fig. 1, B). The valley begins in the East at the street line and winds some kilometers between hills to the West. The eastern part of the valley near the road is the source of a number of brooks flowing towards West. No signs of cultivation could be detected, but some cattle was seen in the lowland at habitat 5. Where the main road enters the valley, a small macadam road leads to a grave-pit in the West.

Habitat 3
(Fig. 1, B; fig. 6; table 1)

In the angle between asphalt road and macadam road a circular pool (∅: 10 m; depth: ?), covered with a dense layer of *Lemna trisulca. V. letourneuxi* (length: 2—3.5 cm) in a scrub of *Myriophyllum* spec. Around the pool, marshy ground and a girdle of reed. Pool only accesible from the North. About 20 m towards West: a brook (width: 3 m; depth: 1 m; current: 20 cm/sec.). Here, *Gasterosteus aculeatus* Linn., 1758, was caught. This brook originates in the girdle of reed at the south-western part of the pool. The pool must be spring of the brook. Therefore, the author assumed that this pool must be the "spring West of ... Kypseli". This hypothesis has been confirmed by Stephanidis (letter from April 27, 1983).

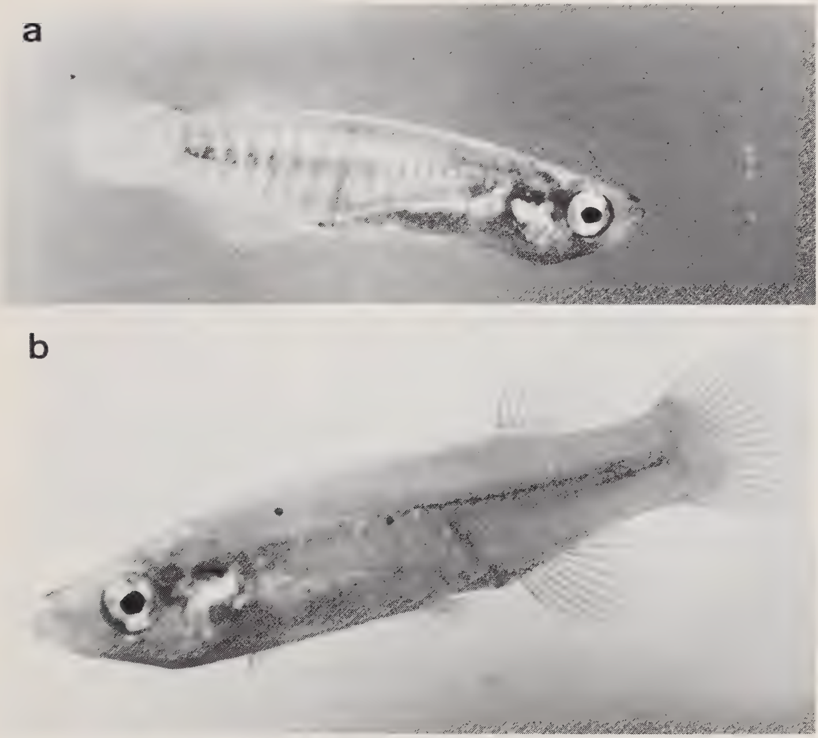


Fig. 5: *Valencia letourneuxi* from habitat 2; a: male; b: female.

Habitat 4
(Fig. 1, B; table 1)

About 200 m along the macadam road, a ditch beginning at the right hand, fed by some small springs gushing out of the earth below the slope of the roadway. Beside one of the springs lay a well coloured dead male (length: 4 cm) of *V. letourneuxi* on dry land. In the ditch further *Valencia* (length: 2—2.5 cm; 1 female: 6 cm).

Habitat 5
(Fig. 1, B; table 1)

On the other side of the valley where the mainroad leaves, a ditch in the valley overgrown densely by reed. In a small bight (depth up to 50 cm) separated by a girdle of reed from the main water: *Valencia* (length: 2—3 cm). Ground covered with pebbles (∅: 5—15 cm).

In the habitats of this valley (3—5), no *Gambusia affinis* could be found.

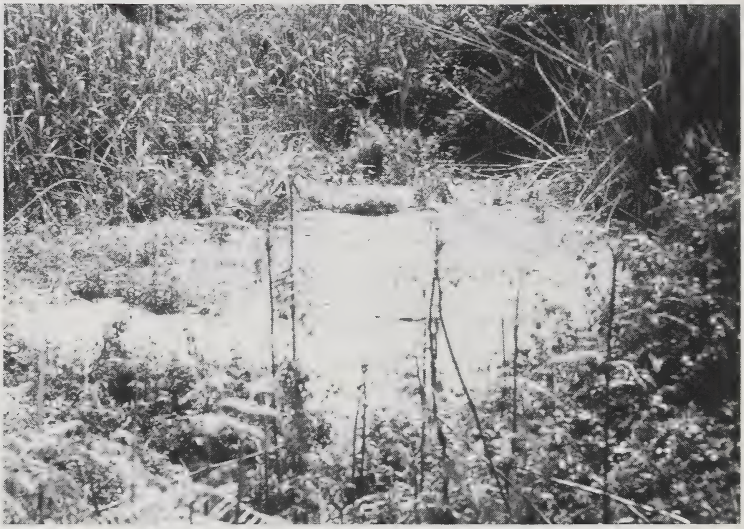


Fig. 6: Habitat 3. A spring in the valley west of the village of Kipseli. The surface of the water is covered by a dense layer of *Lemna trisulca.*

Discussion

As most fishes of the order Cyprinodontiformes (Seegers 1980b) and its relative *Valencia hispanica* (Val., 1846) (Steindachner 1865), *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) inhabits quiet biotopes densely overgrown by plants. It prefers stagnant or slow running ditches (Labhart 1980; Seegers 1980a; Woeltjes 1982) and pools (Stephanidis 1939). When the fishes are living in larger waters (Butrinto Lake, Albania) they swim in shallow banks overgrown with plants, in most cases where ditches are ending in the lake (Oliva 1961). The mineral contents of the water is of little influence on the occurrence (table 1). The water may have a relativ low mineral contents (13 °DGH ≈ 230 ppm $CaCO_3$), it may be very hard (> 70 °DGH ≈ > 1250 ppm $CaCO_3$) or it may be slightly brackish. At any rate, *V. letourneuxi* could not, as e. g. its relative *Aphanius fasciatus* (Val., 1821), be found in lagoons and estuaries. The low concentrations of nitrite-, nitrate-, and ammonium ions indicate that the water does not contain much organic matter. *Valencia* spawns in the plants (Seegers 1980b) and is not as some tropical Cyprinodontid fishes, e. g. *Cynolebias* (Lüling 1977), dependent upon any special kind of substrate. A thick layer of floating plants provides a shelter against predators from the air. The surface layer gives an efficient thermal insulation. The water did not noticeably cool down during the cold rainy period (April 16 — May 1, 1982) and did not warm up during the hot days (May 3 — 14, 1982). Perhaps the thermal constancy is mainly due to the thermal capacity of the large water reservoirs, represented by the marshy valleys at the end of the rainy season in April. In the course of the hot and rainless summer, a large proportion of the water will evaporate, but the central water localities must remain because *V. letourneuxi* has to survive in water habitats and is not dependent upon periodically desiccating localities, such as the "annuals" among the Cyprinodontiformes (e. g. *Cynolebias*; Lüling 1977). In the hot and dry summer the temperature of the water increases markedly. However, in the aquarium tank, *V. letourneuxi* endured temperatures of more than 30 ° C.

V. letourneuxi was associated with various small fishes, among them juveniles of larger ones, which also prefer thickets of plants or flee into them after disturbances. There also were large shoals of shrimps (*Palaemonetes*) as well as insects and their larvae. Some of these arthropods (*Dytiscus*, *Argulus*) could be dangerous to small fishes.

The live bearing tooth carp (Poeciliidae) *Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1854) needs particular consideration as an associated fish species. This Meso-American fish has been released in the Mediterranean countries, e. g. at Corfu in 1930 (Stephanidis 1948), to combat the larvae of the malarial mosquito (*Anopheles*), and has spread over a wide area because of its high rate of reproduction. Since it generally inhabits the same ecological niche as its egglaying relatives (*Valencia*, *Aphanius*) native to this area, it frequently has ousted them (Altvater 1980). The rapid sequence of the generations and the comparatively large size of the new-born juveniles of a live-bearer in contrast with the small larvae hatched from eggs are of great advantage for Gambusia. *Aphanius fasciatus* and *A. iberus* (Val., 1846) escaped into hypersaline water habitats, where *Gambusia* could not follow (Altvater 1980). In contrast, *Valencia* which is not as tolerant to salinity could not leave the habitat. As a consequence *Valencia* is, especially in Spain, considered to be threatened by extinction. The situation seems to be analogous in Eastern Europe (Labhart 1980). In our search, it was striking that there were some biotopes which solely were inhabited by *Gambusia* and others by *Valencia. Gambusia* was e. g. found in a brackish lagoon at Igoumenitsa accompanying *Aphanius fasciatus* (habitat not shown). *Gambusia* also could be seen in such a large number that the water seemed to bubble at approaching in a small pool filled with mud and feces of cattle near the above mentioned lagoon; the visibility in this water was at best 1 cm (habitat not shown). Whereas both of these waters were unsuitable to

Table 1: Summary of all observed and measured parameters at the habitats of *V. letourneuxi*. * 1 ° DGH (German degree of total hardness) $\hat{=}$ 17.8 ppm $CaCO_3$ $\hat{=}$ 0.18 mmole $\sum Ca^{2+} + Mg^{2+}/l$; ** 1 °DKH (German degree of carbonate hardness) $\hat{=}$ 0.18 mmole $\sum CaCO_3 + Ca(HCO_3)_2 + MgCO_3 + Mg(HCO_3)_2/l$.

Habitat	1	2
Date	4/30/82 4.30 p.m.	5/11/82 6.00 p.m
Weather	sunny	sunny
Temperature of the air	16 °C	25 °C
Temperature of the water at the surface	19 °C	18 °C
Quality of the water	colourless, translucent, no sediment after standing in a bottle, no odour	
Depth of the water	1 m	1.5 m
Current	in the stream: 20 cm/sec. at the bank: 0 cm/sec.	0 cm/sec.
Waterchemistry:		
pH	7.0	7.0
Total hardness*	>70 °DGH (>1250 ppm $CaCO_3$)	75 °DGH (1335 ppm $CaCO_3$)
Carbonate hardness**	13 °DKH	15 °DKH
NH_4^+	0.5–1 mg/l	0
NO_2^-	0	0
NO_3^-	0	10 mg/l
Consistency of the water (ϱ 18 °C)	< 1.005	1.000
Salinity of the water	+	—
Substrate	mud	mud
Accompanying fish species	in the stream: Atherinidae (length: 20–30 cm) at the bank: *Gambusia affinis* juvenile Cyprinidae juv. Atherinidae juv. *Anguilla anguilla*	none seen
Accompanying fauna (except fishes)	*Palaemonetes* sp.	*Palaemonetes* sp.
Flora	*Phragmites* *Myriophyllum* wads of chlorophyceae *Juncus*	*Phragmites* *Typha* *Myriophyllum* spherical algae (∅: 0.5–1.5 cm)

3	4	5
5/1/82 0.30 p.m.	5/1/82 1.00 p.m.	5/1/82 2.30 p.m
sunny	overcast	overcast
20 °C	18 °C	18 °C
18 °C	16 °C	17 °C
same	same	same
?	1 m	0.5 m
0 cm/sec.	0 cm/sec.	0 cm/sec.
7.5	7.5	7.5
13 °DGH (231 ppm $CaCO_3$)	15 °DGH (267 ppm $CaCO_3$)	13 °DGH (231 ppm $CaCO_3$)
13 °DKH	13 °DKH	12 °DKH
0	0	0
0	0	0 mg/l
10 mg/l	10 mg/l	10 mg/l
1.000	1.000	1.000
—	—	—
mud	mud	pebbles
Gobius ophiocephalus(?)	none seen	*Gasterosteus aculeatus*
not seen	not seen	*Gammarus* sp. *Palaemonetes* sp. *Argyroneta* sp. *Dytiscus* sp. *Argulus* sp. parasitic on a juv. Cyprinid fish
Phragmites *Typha* *Ceratophyllum* *Lemna trisulca*	*Phragmites*	*Phragmites* *Lemna trisulca*

Valencia (high salinity, dirt), it remains to be explained, why *Valencia letourneuxi* could not be detected in the clean pools at habitat 1, where *Gambusia* was found. A few meters away in the creek of habitat 1, connected with the pools by ditches, both species were swimming. Similarly, inexplicable was the finding, that upstream the creek (habitat 2) and in the valley near Kipseli (habitats 3—5), no *Gambusia affinis* could be found. Whether *Gambusia* had not yet conquered these areas or whether some unknown factors exclude it there, it must be investigated.

For unknown reasons, with one exception only semi-adult *V. letourneuxi* (2—4 cm in length) could be caught. The adult specimens may swim in other regions of the water which could not be reached by the net or they may be quicker in avoiding the spoon net. Another possibility may be that only a small percentage of the fishes reach adulthood. Possible predators are larger fishes, the mentioned arthropods and their larvae, and the Dice Snake (*Natrix tesselatus*), which frequently was seen swimming in the waters, though not in any of the portrayed *Valencia* habitats. In that case, the risk must be greater for the striking and iridescent males. That may explain the fact that five times more females than males have been caught.

In conclusion, a few comments will be made to the geographic distribution of *Valencia letourneuxi* in Eastern Europe. The map (fig. 1) shows that *Valencia* could be found in each river valley at the west coast of the Balkan penisula from Butrinto Lake, Albania, in the North to the Louros-River, Greece, in the South. Further studies have to point out whether the area of distribution reaches even further to the North, whether other Ionian Islands besides Corfu (e. g. Paxi, Adipaxi) are colonized, and whether in the South this fish species can be found in the drainage basins of the Arahthos- and Archelos-rivers. In the Arahthos-valley, *Valencia letourneuxi* must be expected, since this valley is not separated by geographic barriers from the Louros-valley. In its area, *V. letourneuxi* inhabits the lowlands of the great rivers and lakes. These lowlands are compressed by the surrounding mountains a few kilometers upstream excluding the habitats for *Valencia*. It seems that *Valencia* has not crossed the mountains of the inland, Pindos mountains (altitude: ≈ 2000 m), because otherwise it should have been found in the plains of Thessalia which are 100—150 km away. Thus, *Valencia letourneuxi* is an inhabitant of the waters of the coastal area, but not in the sense that it lives in purely marine environments; it is largely a freshwater species.

Acknowledgment

The author wishes to thank his wife for her help and her permanent interest in the work, Prof. Dr. B. H. Havsteen and Dr. Renate Gehrmann, Kiel, for carefully reading the manuscript, and Mr. E. Labhart, Goldach, Mr. L. Seegers, Köln, Dr. A. Stephanidis, Athen, and Prof. Dr. W. Villwock, Hamburg, for sending me reprints of papers and further information.

Summary

A survey is given of the distribution of the Cyprinodontiform fish species *Valencia letourneuxi* in the south-eastern part of Europe. The fish has been found in coastal biotopes of the great valleys from Butrinto Lake, Albania, in the North to the Louros-river, Greece, in the South and on the Ionian Island of Corfu. Furthermore, some biological and ecological life-conditions of *V. letourneuxi*, esp. in the Aheron-river-drainage, are presented. The fishers inhabit stagnant or slow streaming ditches and pools or flat banks of lakes. The habitats are characterized by translucent and clean water. The fishes live in or between thickets of plants. The water may be medium hard (230 ppm $CaCO_3$), very hard (> 1250 ppm $CaCO_3$), or slightly saline. In some habitats, *V. letourneuxi* is accompanied by the Poeciliid *Gambusia affinis*. In the future, this naturalized species from Central America may become a severe danger to the survial of *V. letourneuxi* because it lives as a superior competitor in the same ecological niche.

Zusammenfassung

Beiträge zur Biologie und Ökologie von *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) (Teleostei, Cyprinodontiformes) im Aheron-Kokitos-Flußsystem im nordwestlichen Griechenland.

Ein Überblick über das Verbreitungsmuster der cyprinodontiformen Fischart *Valencia letourneuxi* in Südosteuropa wird gegeben. Dieser Fisch wurde in küstennahen Biotopen in den größeren Tälern vom Butrinto See, Albanien, im Norden bis zum Louros-Fluß, Griechenland, im Süden sowie auf der Ionischen Insel Korfu gefunden. Weiterhin wird über einige ökologische und biologische Lebensbedingugnen von *V. letourneuxi,* besonders im Aheron-Flußsystem, berichtet. Er bewohnt stehende oder schwach strömende Gräben und Teiche bzw. flache Stillwasserbuchten von Seen. Die Habitate zeichnen sich durch glasklares, sauberes Wasser aus. Die Tiere leben in oder zwischen Pflanzendickichten. Das Wasser darf mittelhart (13 °DGH) bis sehr hart (> 70 °DGH) oder schwach salzhaltig sein. In einigen Gewässern ist *V. letourneuxi* mit dem Poeciliiden *Gambusia affinis* vergesellschaftet. Dieser aus Mittelamerika eingeführte lebendgebärende Zahnkarpfen kann als überlegener Konkurrent eine ernste Gefahr für das Überleben von *V. letourneuxi* werden.

Literature

Altvater, H. (1980): *Aphanius iberus* aus dem Ebrodelta. — DKG-Journal, Köln, 12: 158—162.

Anonymous (1969): Griechenland. — Brockhaus Enzyklopädie, Vol. 7, 612—620, Brockhaus Verlag, Wiesbaden.

Berg, L.S. (1932): Cyprinodontidae. — Zoogeographica 1: 158—159.

Das, J. (1983): *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846) im Aheron-Kokitos-Flußsystem im nordwestlichen Griechenland. — DKG-Journal, Köln, 15: 17—24.

— (1984): Neu in unseren Aquarien — *Valencia letourneuxi*, der Korfukärpfling. — TI-International, Melle, FRG, 65: 32.

Günther, A. (1866): *Fundulus hispanicus.* — Catalogue of the Fishes in the British Museum, Vol. 6, 326, London.

Labhart, P. (1980): Über einige Zahnkärpflingsbiotope im westlichen Griechenland. — DKG-Journal, Köln, 12: 145—151.

Ladiges, W. & D. Vogt (1979): Die Süßwasserfische Europas. — 2nd Ed., 150, Parey, Hamburg & Berlin.

Lüling, K.H. (1977): Wissenschaftliche Ergebnisse der Argentinien-Südbrasilien-Expedition und des Forschungsaufenthaltes Dr. K. H. Lüling in Argentinien 1975: Über einige argentinische *Cynolebias* Arten der Provinz Buenos Aires (Pisces, Cyprinodontidae) und ihr Biotop. — Zool. Anz. 198: 149—166.

Maitland, P.S. (1977): Der Kosmos-Fischführer. — 196—197, Kosmos-Franckh, Stuttgart.

Myers, G.S. (1928): Two new genera of fishes. — Copeia 166: 7—8.

Oliva, O. (1961): Bemerkungen über einige Fischarten aus Albanien. — Acta Societatis zoologicae Bohemoslovenicae 25: 39—54.

— (1965): Zum Vorkommen von *Valencia hispanica* (Val. 1846) auf Korfu. — Bonn. zool. Beitr. 16: 308—315.

Parenti, L.R. (1981): A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). — Bull. Am. Mus. nat. His. 168(4): 335—557.

Sauvage, H.-E. (1880): Note sur quelques poissons recueillis par M. Letourneux, en Epire, à Corfou et dans le lac Mareótis. — Bull. Soc. philom. Paris, ser. 7, t. 4: 211—215.

Seegers, L. (1980a): Und doch: *Valencia* auf Korfu! — DKG-Journal, Köln, 12: 152—154.

— (1980b): Killifische. — Ulmer, Stuttgart.

Steindachner, F. (1865): Ichthyologischer Bericht über eine nach Spanien und Portugal unternommene Reise. — Sitzungsber. kaiserl. Akad. Wiss. Wien (math.-naturw. Klasse) 52: 483—491.

Stephanidis, A. (1939): Freshwater Fish of the West Greece and Corfu Island. — (in Greek), 33—34, Athens.

— (1974): On some Fish of the Ioniokorinthian Region (W. Greece etc.) — A new Genus of Cyprinidae: *Tropidophoxinellus* n. gen. — Biologia Gallo-Hellenica 5: 235—257.

Stephanidis, T. (1948): A Survey of the Freshwater Biology of Corfu and of certain other Regions of Greece. — Prakt. Hell. hydrobiol. Inst. 2: 1—263.

Valenciennes, A. (1846): Des Hydrargyres (Lacépède). — In: Cuvier, G. & A. Valenciennes: Histoire naturelle des Poissons, Vol. 18, 201—215.

Villwock, W. (1970): Familie Eierlegende Zahnkarpfen. — In: Grzimek, B. (Ed.): Grzimeks Tierleben, Vol. 4, 453—461.

—, Scholl, A. & P. Labhart (1982): Die Gattung *Valencia* Myers, 1928 (Pisces: Cyprinodontidae), ein Beitrag zur Verbreitung und Taxonomie. — Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. 79: 273—280.

Woeltjes, T. (1982): *Valencia hispanica letourneuxi* van Corfu en Griekenland. — Killi-Nieuws, Antwerp, 11: 107—115.

J. Das, Biochemisches Institut der Christian-Albrecht-Universität, Olshausenstraße 40/60, Haus N 11, D-2300 Kiel, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 177—183	Bonn, Mai 1985

Anthiciden aus Namibia (Coleoptera; Anthicidae)[1]

von

Gerhard Uhmann

Herr Dr. Hubert Roer vom Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn sandte mir 237 Anthiciden zur Bestimmung, die er in den Jahren 1972, 1975, 1979 und 1982 in Südwestafrika sammelte. Die Tiere befinden sich alle im Museum Koenig in Bonn, außer drei Paratypen von *Notoxus roeri* sp. n., die mir Herr Roer für meine Sammlung überließ, wofür ich ihm sehr danke.

Notoxus namibianus sp. n. (Abb. 1a—c)

1 Ex., South West Africa, Tondoro, Okavango, Lichtfang, 14. 1. 1975; Holotypus. — Diese Art benenne ich nach ihrem Heimatland Namibia.

Maße (in mm): Länge 3.4, größte Breite 1.0. Kopf 0.6 lang, über die Augen gemessen 0.6 breit. Halsschild einschließlich Horn 1.0 lang, 0.8 breit. Horn 0.32 breit, 0.45 lang. Flügeldecken 2.1 lang, 1.0 gemeinsam breit. Färbung: Schwarzbraun. Fühler dunkelbraun, Basis etwas heller. Taster dunkelbraun. Halsschildbasis heller braun. Schienen und Tarsen hellbraun. Flügeldeckenzeichnung gelbbraun. Die Flecke gehen bis zum Seitenrand und sind an der Naht nur kurz unterbrochen. Kopf: Schwach glänzend. Runzelig. Zwischen den Fühlereinlenkungen ist ein schmaler Querstreifen glatt und glänzend. Kräftig behaart. Die Haare sind braun, fast anliegend nach vorn und nach außen gerichtet. Zahlreiche sehr kräftige Borsten stehen schräg nach vorn ab. Fühler kräftig behaart aber nicht sehr dicht. Halsschild: Glänzend. Kräftig punktiert. Zwischenräume ca. 4—6 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung kräftig, braun, lang, querliegend, in der Mitte nach hinten gerichtet. Einige sehr kräftige, aber nicht sehr lange Borsten stehen schräg ab. Basalfurchen seitlich sehr dicht weiß behaart. Hornkamm wenig deutlich, aus jederseits 3 scharfkantigen Längshöckerchen gebildet. Nach vorn sehr flach abfallend. Mitte grob gekörnt, vorn radial gerunzelt. Flügeldecken: Glänzend. Punktur kräftig. Zwischenräume stellenweise etwas kleiner als die Punkte, stellenweise bis etwa 4 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung hellbraun, kräftig, ziemlich dicht, nach hinten gerichtet. Jede Flügeldecke ist hinter der Basis kräftig vertieft.

---

[1] 18. Beitrag zur Kenntnis der Anthicidae.

Beine: Behaarung kräftig aber kurz, ziemlich dicht. Hautflügel: Voll ausgebildet. Weibchen noch unbekannt.

Notoxus namibianus sp. n. gehört in die Verwandtschaft um *N. abnormis* Buck, 1958 und *N. zambianus* Uhmann (im Druck), die aber beide ganz anders gefärbt sind. In der Färbung ähnelt er *N. capeneri* van Hille, 1972, *N cucullatus* Laferté, 1848, *N. dilaticornis* Pic, 1917, *N. rudebecki* van Hille, 1961, *N. scenicus* Laferté, 1848, *N. signatipennis* Uhmann, 1980.

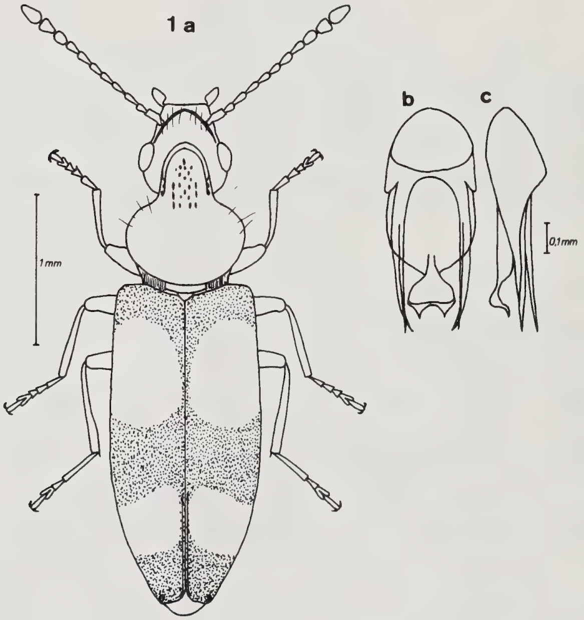


Abb. 1: *Notoxus namibianus* sp. n., Holotypus, ♂; a: Habitus, b: Aedeagus, dorsal, c: Aedeagus, lateral.

Notoxus roeri **sp. n.** (Abb. 2a—c)

11 Ex., Grootfontein, Farm Mariabronn, 28. 1. 1975, Lichtfang; Holotypus und 10 Paratypen. — Diese Art benenne ich nach ihrem Entdecker, Herrn Dr. Hubert Roer, Bonn.

Maße (in mm): Länge 3.2, größte Breite 1.0, Kopf 0.7 lang, 0.6 breit (über die Augen gemessen). Halsschild einschließlich Horn 1.1 lang, 0.7 breit. Horn an der Basis 0.3 breit, 0.5 lang. Flügeldecken 2.0 lang, größte gemeinsame Breite 1.0. Färbung: Kopf rotbraun. Halsschild, besonders an der Basis heller. Flügeldecken gelbbraun mit dunkelbrauner Zeichnung. Fühler hellbraun, Beine gelbbraun. Kopf: Glänzend. Runzelig punktiert, unauffällig behaart. Dazwischen stehen einige kräftige Borsten. Von den Augen-Innenkanten läuft ein feiner Kiel nach vorn. Fühler lang behaart. Halsschild: Sehr glänzend. Kräftig punktiert. Zwischenräume etwa 6 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung lang und kräftig, quer nach innen gerichtet, nur in der Mitte nach hinten gerichtet. In der Basalfurche seitlich dicht, weißlich behaart. Horn im vorderen Drittel ganzrandig, dahinter jederseits mit 5 Zähnen. (Bei den Paratypen ist der Rand manchmal bis weit hinter der Mitte ungezähnt). Hornkamm aus scharfkantigen Höckerchen gebildet, vorn sanft abfallend. Mittelfeld grob gerunzelt. Zwischen Hornkamm und Außenrand grob radial gerunzelt. Flügeldecken: Glänzend. Vorn grob aber flach punktiert, Zwischenräume etwas größer als die Punkte, chagriniert. Nach hinten wird die Punktur feiner aber sie bleibt sehr deutlich. Zwischenräume hier ca. 12 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung kräftig, bräunlich, nach hinten gerichtet. Auf jeder Flügeldecke außerdem 8 Reihen kräftige, nach hinten gerichtete Borsten, die schräg abstehen. Grübchen in den Flügeldeckenspitzen der Männchen sehr klein, scharfrandig. Beine: Ziemlich fein behaart, an den Enden der Schienen kräftiger. Hautflügel: Voll ausgebildet.

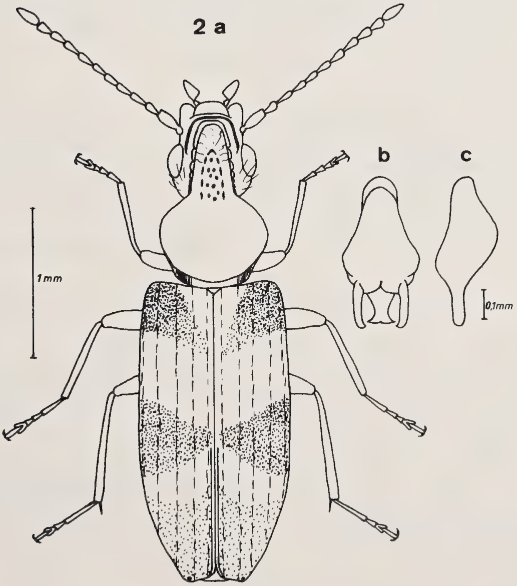


Abb. 2: *Notoxus roeri* sp. n., Holotypus, ♂; a: Habitus, b: Aedeagus, dorsal, c: Aedeagus, lateral.

Die vorliegende Art gehört in die Verwandtschaft des *N. scenicus* Laferté, 1848, von dem sie sich aber in vielen Punkten unterscheidet. Das Horn ist schmaler, die Augen sind größer, die Borsten der Flügeldecken stehen exakt gereiht, die Aedeagusform ist anders. Mit *N. rothschildi* Pic, 1906 hat *N. roeri* sp. n. die Borstenreihen gemeinsam, aber bei *N. rothschildi* stehen die Borsten steiler ab, außerdem ist dieser kleiner.

Notoxus tibialis **sp. n.** (Abb. 3a—c)

1 Ex., Andara, Okavango, 26. 1. 1975, Lichtfang; Holotypus. Diese Art benenne ich *tibialis*, um auf die auffällige Form der Schienen hinzuweisen.

Maße (in mm): Länge 3.0, größte Breite 0.9. Kopf 0.6 lang, größte Breite, über die Augen gemessen 0.6. Halsschild einschließlich Horn 1.0 lang, 0.6 breit. Horn 0.28 breit, 0.42 lang. Flügeldecken 1.8 lang, 0.9 gemeinsam breit. Kopf: Stark glänzend. Stirn vertieft und sehr zerstreut punktiert. Zwischenräume in der Mitte etwa 20—30 mal so groß wie die Punkte, an Seiten- und Vorderrand runzelig. Behaarung ziemlich kräftig, kurz, bräunlich, nach vorn gerichtet. Einige Borsten stehen schräg nach vorn. Fühler mit ziemlich kräftiger, wenig dichter Behaarung und einigen Borsten. Halsschild: Glänzend. Mittelkräftig punktiert, Zwischenräume etwa 2—6 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung kräftig. Quer nach innen gerichtet, in der Mitte nach hinten weisend. In der Basalfurche seitlich dicht weißlich behaart. Hornkamm nach vorn sanft abfallend, wenig deutlich, aus scharf begrenzten Höckerchen gebildet. Die ganze Horn-Oberseite mit rundlichen Höckerchen bedeckt. Flügeldecken: Glänzend. Kräftig punktiert, Zwischenräume etwa 1—2 mal so groß wie die Punkte chagriniert. Nach hinten zu werden die Punkte feiner, hier sind die Zwischenräume etwa 6—8 mal so groß wie die Punkte, chagriniert. Behaarung kräftig, lang, bräunlich, in engen undeutlichen Reihen stehend, nach hinten gerichtet. Ohne längere Borsten, nur ganz vereinzelt stehen einige kurze Borsten fast senkrecht ab. Beine: Ziemlich fein behaart. Hautflügel: Voll ausgebildet. Weibchen unbekannt.

Durch die Grundform des Aedeagus, das letzte sichtbare Sternit und durch die Besonderheiten an den Beinen in die Verwandtschaft des *N. ater* Pic, 1914 zu stellen, der aber ganz schwarz ist. Die Färbung des *N. tibialis* sp. n. ähnelt der vieler afrikanischer Arten, sie ist aber für die Beurteilung der Verwandtschaften recht bedeutungslos. Z. B.: *N. bihawanensis* Uhmann, 1981, *N. bonadonai* Uhmann, 1980, *N. capeneri* van Hille, 1972, *N. decorus* van Hille, 1972, *N. holmi* Uhmann, 1984, *N. longidoensis* Buck, 1965, *N. rothschildi* Pic, 1906, *N. signatipennis* Uhmann, 1980.

Formicomus caeruleus **(Thunberg, 1789)**

21 Ex., Gobabeb, 23. 3 S, 15.0 E, 7. 1. 1972, 9. 1. 1972, 21. 1. 1972, 408 m. — 1 Ex., Gobabeb, Kuiseb, 23. 20 S, 15.0 E, Januar 1979, 406 m. — 5 Ex., Kamanjab, 4.—12.

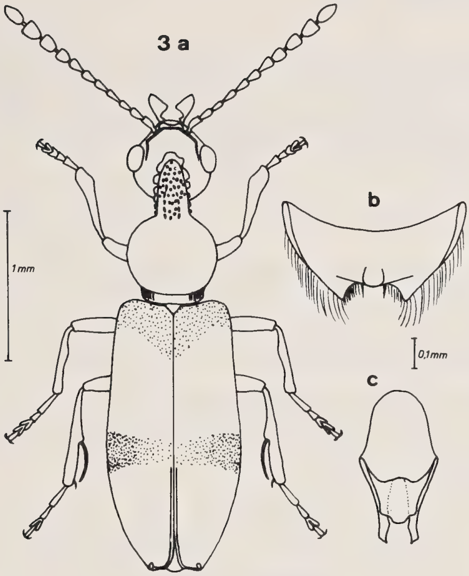


Abb. 3: *Notoxus tibialis* sp. n., Holotypus, ♂; a: Habitus, b: Letztes sichtbares Sternit, c: Aedeagus, dorsal.

2. 1979. — 57 Ex., Okahandja, 1240 m, 8.—12. 3. 1979, 8.—13. 1. 1982, 31. 1.—4. 2. 1982, 11.—15. 2. 1982. — 1 Ex., Raum Kombat bei Grootfontein, 14.—22. 1. 1982.

Omonadus floralis (Linné, 1758)

1 Ex., Farm Mariabronn, Grootfontein, 28. 1. 1975, Lichtfang.

Omonadus formicarius (Goeze, 1777)

1 Ex., Tondoro, Okavango, 14. 1. 1975.

Hirticomus biplagiatus (Laferté, 1848)

5 Ex., Farm Mariabronn, Grootfontein, 28. 1. 1975, 1. 2. 1975. — 1 Ex., Kamanjab, 4.—12. 2. 1979. — 3 Ex. Okahandja, 1240 m, 8.—12. 3. 1979, 14. 3. 1979.

Anthicus amblyderoides Pic, 1894

1 Ex., Tondoro, Okavango, 20.—23. 1. 1975, Lichtfang.

Anthicus crinitus Laferté, 1848

2 Ex., Gobabeb, 23.3 S, 15.0 E, 408 m, Lichtfang. — 3 Ex., Tondoro, Okavango, 14. 1. 1975, 19. 1. 1975, 20.—23. 1. 1975, Lichtfang. — 56 Ex., Farm Mariabronn, Grootfontein, 28. 1. 1975, 1. 2. 1975, Lichtfang. — 3 Ex., Windhoek, 7. 2. 1975, Lichtfang. — 47 Ex., Okahandja, 1240 m, 31. 1.—3. 2. 1979, Mitte Febr. 1979, 8.—12. 3. 1979, 14. 3. 1979. — 7 Ex., Kamanjab, 4.—12. 2. 1979. — 2 Ex., Gobabeb/Kuiseb, 23. 3 S, 15.0 E, 20. 2.—6. 3. 1979.

Anthicus vassei Pic, 1917

1 Ex., Tondoro/Okavango, 14.—19. 1. 1975, Lichtfang. — 1 Ex., Okahandja, 1240 m, 8.—12. 3. 1979.

Sapintus dentipes (Pic, nach 1911)

3 Ex., Tondoro/Okavango, 14. 1. 1975, Lichtfang.

Endomia maculata Pic, 1931

1 Ex., Gobabeb, 23. 3 S, 15.0 E, 408 m, 4. 3. 1972.

Zusammenfassung

Es werden Anthiciden behandelt, die Herr Dr. Hubert Roer auf mehreren Sammelreisen in Namibia fing. Unter 12 Arten sind drei bisher unbekannte: *Notoxus namibianus* sp. n., *N. roeri* sp. n. und *N. tibialis* sp. n.

Summary

Report on 12 species ofAnthicidae, collected by Dr Hubert Roer in Namibia. Three species are described as new: *Notoxus namibianus* sp. n., *N. roeri* sp. n. and and *N. tibialis* sp. n.

Schriften

Bonadona, P. (1960): Les *Endomia* Castelnau d'Afrique et de Madagascar. — Rev. Zool. Bot. Afr. LXII: 293—328.

Buck, F.D. (1958): *Notoxus*, *Anthicus* and *Tomoderes* — Exploration du Parc National de l'Upemba, Fasc. 49 (2): 5—21.

— (1965): Mission Zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale. — Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., in —8°, Zool. 138: 261—290.

Goeze, (1777): Beitr. p. 706.

Hille, J.C. van (1950): Note on *Formicomus caeruleus* Thunb. with description of two new African species. — Journ. Ent. Soc. Southern Africa XIII: 68—72.

— (1961): Coleoptera, Anthicidae. — In: South African Animal Life, Chapter III: 217—258.

— (1971) Anthicidae from Northern Zululand. — Trans. Roy. Soc. S. Afr. 39: 367—391.

— (1972): New African species of *Notoxus*. — Entomologische Arbeiten aus dem Museum Frey 23: 270—285.
— (1975) Ten African species of *Notoxus*. — Koleopt. Rundsch. 52: 3—13.
— (1984): New South African species of *Anthicus* and *Notoxus*. Durban Mus. Novit. XIII, 13: 155—168.
Laferté-Sénectère, M.F. de (1848): Monographie des *Anthicus* et genres voisins, Coléoptères, Hétéromères de la tribu Trachélides. — Paris, Sapia: 340 pp.
Maseul, S. de (1879): Monografie des Anthicides de l'Ancien Monde. — L'Abeille, Journal de Entomologie 17: 1—268.
Pic, M. (1894): Nouvelles espèces d'Anthicides. — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria, Genova 14: 582—587.
— (1917): Nouveaux Coléoptères exotiques. — Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 23: 258—263.
— (1931): *Endomia maculata* Pic. — Bull. Soc. Linn. Lyon 10: 138.
Thunberg, (1789): *Formicomus caeruleus*. — Dissert. nov. Ins. spec. 5: 102.
Uhmann, G. (1980): Anthiciden aus Afrika. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 72: 223—232.
— (1981): Anthiciden aus Afrika. — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. 73: 187—196.
— (1984): Die Anthicidae der Sammlung der Universität Pretoria. — Entomofauna 5: 235—241.

Gerhard Uhmann, Tannenhofstraße 10, D-8487 Pressath.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 185—220	Bonn, Mai 1985

Zur Zoogeographie der westpaläarktischen Tipuliden VI. Die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete (Insecta, Diptera, Tipulidae)

von

Br. Theowald & P. Oosterbroek

Einleitung

Gegenüber 84 Tipulidenarten, die für die europäischen Tiefebenen charakteristisch sind (Theowald & Oosterbroek 1983), und etwa 260—270 Arten mit vorwiegend mediterraner Verbreitung gibt es 160 Arten, die nur oder fast nur in den montanen, alpinen und/oder borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen. Sie fehlen in den Tiefebenen, und wenn sie in mediterranen Gebieten vorkommen, finden sie sich dort nur in den Gebirgen. Unter ihnen gibt es rein alpine Arten, die in den Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze zu finden sind. Andere sind rein montan und kommen nur unterhalb der Baumgrenze vor. Wieder andere sind rein boreal und in ihrer Verbreitung auf die Tundrengebiete beschränkt. Einige Arten beschränken sich nicht auf eines dieser Habitate, sondern finden sich in den Gebirgen von der montanen bis in die alpine Zone oder kommen gleichzeitig in den Gebirgen und in den Tundren vor. In dieser Arbeit sind die montanen, alpinen und borealen Tipuliden zusammengefaßt.

Obwohl die Mehrzahl der 160 Arten eine ausschließlich westpaläarktische Verbreitung hat und zu rein westpaläarktischen Artengruppen gehört, kommen verhältnismäßig viele auch im ostpaläarktischen Raum vor oder gehören Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung an. Es war deshalb notwendig, auch die ostpaläarktischen Gebirgs- und Tundrenarten mit in Betracht zu ziehen. Sie sind aber nicht, wie die westpaläarktischen Arten, in Tabellen aufgeführt.

Unsere Angaben über Verbreitung und Verwandtschaftsbeziehungen der westpaläarktischen Arten stützen sich hauptsächlich auf Mannheims und Theowald in Lindner (1951—1980), die dort zitierte Literatur und die Tipulidensammlungen des Museums Alexander Koenig (Bonn) und des Zoologischen Museums Amsterdam. Die Daten der ostpaläarktischen Arten wurden durch Savtshenko (1961, 1964, 1967, 1972, 1973, 1983) zusammengefaßt. Wir danken allen Kollegen, die uns Ergebnisse ihrer Untersuchungen zur Verfügung stellten, besonders Herrn C. Dufour (Neuchâtel), Frau Dr. E. Erhan-Dincà (Bukarest), Herrn Dr. J. Martinovský (Olomouc), Herrn Dr. E.N. Savtshenko (Kiew),

Frau Dr. D. Simova-Tosić (Belgrad), Herrn Dr. B. Tjeder (Lund) und Frau A. Valý (Budapest). Herrn Dr. H. Ulrich (Bonn) danken wir herzlich für die kritische Überprüfung des deutschen Textes.

Verbreitungstabellen

Die Verbreitung der westpaläarktischen montanen, alpinen und borealen Arten ist in zwei Tabellen wiedergegeben:

Tabelle 1: Arten, die zu Artengruppen mit rein oder vorwiegend westpaläarktischer Verbreitung gehören;

Tabelle 2: Arten, die zu Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung gehören.

Unter den 160 westpaläarktischen Arten sind 15 ziemlich isoliert stehende, die aber auf Grund ihres Verbreitungsbildes meistens leicht in eine der beiden Gruppen eingereiht werden konnten. So zeigt z. B. die isoliert stehende *Savtshenkia luridorostris* (Karte 2) eine Verbreitung, die nur bei Arten aus westpaläarktischen Artengruppen vorkommt, *Yamatotipula lionota* (Karte 3) dagegen eine, die für Arten aus ostpaläarktischen Artengruppen charakteristisch ist.

Die Verbreitung der ausschließlich ostpaläarktischen montanen, alpinen und borealen Taxa ist nicht in Tabellen dargestellt. Es sind dies:

1. fünf zu westpaläarktischen Artengruppen gehörige Taxa:
Pterelachisus tshernovskii (*austriaca*-Gruppe), Zentralasien; *P. cinereocincta mesacantha* (*cinereocincta*-Gruppe), Ost- und Zentralasien; *Savtshenkia glaucocinerea* (*baltistanica*-Gruppe), Ostasien; *Vestiplex montana excisoides* (*montana*-Gruppe), Ostasien; *V. kamchatkana* (ziemlich isoliert stehende Art, die der *montana*-Gruppe am nächsten steht), Ostasien;

2. 101 Arten, die zu ostpaläarktischen Artengruppen gehören, darunter 80 nur in Ostasien, 13 nur in Zentralasien und 8 in Ost- und Zentralasien.

In den Tabellen 1 und 2 sind die westpaläarktischen Arten nach Verwandtschaftsgruppen angeordnet, die durch Striche (—) zwischen den Zeilen gegeneinander abgesetzt sind. Unter den Verwandtschaftsgruppen sind nicht aufgeführt:

1. zugehörige Arten, die für die Tiefebenen charakteristisch sind (nur wenige),
2. zugehörige Arten aus dem mediterranen Raum (viele *Lunatipula*-Arten),
3. zugehörige Arten mit rein ostpaläarktischer Verbreitung.

Die westpaläarktischen Arten gehören zu 41 Artengruppen mit ausschließlich oder überwiegend westpaläarktischer (Tabelle 1) und 26 Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung (Tabelle 2).

Von allen in Betracht kommenden Arten wurde zunächst die genaue Verbreitung festgelegt. Auf Grund dieser Daten wurde die geographische Einteilung, wie in den Tabellen 1 und 2, vorgenommen. Die westmediterranen Gebirge wurden in einer Spalte zusammengefaßt, weil jedes einzelne nur wenige Gebirgsarten beherbergt. In dieser Spalte bedeutet:

A	Gebirge Nordafrikas,
Ib	Gebirge der Iberischen Halbinsel mit Ausnahme des Kantabrischen Gebirges und der Pyrenäen,
It	Gebirge der Apenninischen Halbinsel mit Ausnahme der Alpen,
K	Gebirge von Korsika,
S	Gebirge von Sardinien.

Zwischen den Spalten „Balkanhalbinsel/Süd" und „Kaukasus und Umgebung" wurde keine eigene Spalte für die Gebirge der Türkei vorgesehen. Unter den etwa 125 von dort bekannten Arten gehören nur wenige zu den Artengruppen, die in den Tabellen 1 und 2 angeführt sind; sie sind in der Spalte „Kaukasus und Umgebung" verzeichnet. Als Grenze zwischen Südfennoskandien und Nordeuropa wurde der 65. Breitengrad angenommen, die höheren Gebirge Norwegens wurden aber zu Nordeuropa gerechnet. Die Gebirge der Balkanhalbinsel sind in Karpaten, Balkanhalbinsel/West (Jugoslawien und Albanien) und Balkanhalbinsel/Süd (Griechenland und Bulgarien) aufgegliedert. Als Grenze zwischen Nordwestsibirien und Ostasien wurde der Jenissei gewählt. Da es verhältnismäßig viele Arten gibt, die in Europa und in Zentralasien (Altai, Tuva und weitere Umgebung) vorkommen, nicht aber in den mehr östlichen und nördlichen Gebieten der Ostpaläarktis, wurde diese in Zentralasien und Ostasien aufgeteilt.

In den Tabellen 3 und 4 ist die Verbreitung aller 266 paläarktischen alpinen, montanen und borealen Arten zusammengefaßt, wobei auch angegeben ist, wieviele Arten in den einzelnen Gebieten endemisch sind. In Tabelle 5 ist für jedes Teilgebiet die Faunenzusammensetzung in absoluten Zahlen und in Prozenten wiedergegeben.

Folgendes geht aus den Tabellen hervor:

1. Die paläarktischen Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete haben größtenteils entweder eine west- oder ostpaläarktische Verbreitung.

Nach den Tabellen 3 und 4 sind 108 Arten (41 %) rein westpaläarktisch und 106 Arten (40 %) rein ostpaläarktisch. Nur 52 Arten (19 %) kommen in beiden Regionen vor.

2. In der Westpaläarktis nimmt das boreale Gebiet (Nordeuropa und Nordwestsibirien) eine Sonderstellung ein, in der Ostpaläarktis gilt dies für Zentralasien.

Die westpaläarktischen Gebirge (Tabelle 5) haben jeweils mehr als 90 % Arten, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören, das boreale Gebiet dagegen hat überwiegend Arten, die zu ostpaläarktischen Artengruppen gehören. Gegenüber Ostasien hat im ostpaläarktischen Raum Zentralasien eine beträchtliche Anzahl Arten, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören. In Tabelle 6 sind Ost- und Westpaläarktis in je zwei Teilgebiete aufgeteilt (Karte 1):

1a die Gebirge der Westpaläarktis,
1b das boreale Gebiet der Westpaläarktis,
2a Ostasien,
2b Zentralasien.

Für jedes dieser Gebiete ist die Faunenzusammensetzung angegeben.

Es zeigt sich, daß das boreale Gebiet der Westpaläarktis und das zentralasiatische Gebiet gegenüber den europäischen Gebirgen und Ostasien unter den montanen, alpinen und borealen Arten verhältnismäßig wenige Arten aufweisen, die in ihrer Verbreitung auf diese Gebiete beschränkt sind (15 und 24 % endemische Arten gegenüber 80 und 63 %). Schon Savtshenko (1972) stellte Entsprechendes für das Altai-Gebiet in Zentralasien fest. Das boreale Gebiet und Zentralasien haben je etwa 50 % ihrer Arten mit Ostsibirien gemeinsam (54 und 47 %) und etwa 30 % mit den Gebirgen der Westpaläarktis (31 und 29 %).

3. Fast alle westpaläarktischen Artengruppen haben Vertreter im italo-balkanischen Raum (einschließlich der Karpaten) oder sind dort mit nächstverwandten Arten in den Tiefebenen oder in den mediterranen Gebieten vertreten (Tabelle 1). Einige dieser Arten haben überdies Verwandte im iberischen Gebiet.

Ausnahmen sind:

Mediotipula aragoniensis-Gruppe: nur Pyrenäen und Kantabrisches Gebirge; steht der *siebkei*-Gruppe (italo-balkanisch) sehr nahe;

Vestiplex cisalpina-Gruppe: nur Alpen; vielleicht verwandt mit ostpaläarktischen Arten;

Vestiplex franzi und *Vestiplex riedeliana*-Gruppe: nur Alpen; stehen der *montana*-, der *excisa*- und der *strobliana*-Gruppe, mit Verbreitung im italo-balkanischen Raum, nahe;

Vestiplex kamchatkana: nur Ostasien, nahe der *montana*-, *excisa*- und *strobliana*-Gruppe;

Savtshenkia baltistanica-Gruppe: Kaukasus; die beiden angeführten Arten gehören zu einer größeren Gruppe (*pagana*-Gruppe) mit Reliktarten über das ganze paläarktische und afrotropische Gebiet.

4. Von den Gebirgen der Westpaläarktis sind die Alpen am reichsten an endemischen und nicht-endemischen zu westpaläarktischen Artengruppen gehörigen Arten (Tabelle 3 und 5), d. h. an Arten, die auf die Alpen beschränkt oder weiter verbreitet sind.

Verhältnismäßig viele endemische Arten finden sich auch in den westmediterranen Gebirgen, in den Pyrenäen und dem Kantabrischen Gebirge und im Kaukasus. Eine Ausnahme bilden die Apenninen auf dem italienischen Festland, von deren 10 Gebirgsarten 7 auch aus den Alpen bekannt sind (Tabelle 1) und die restlichen 3 in den Alpen durch Schwesterarten vertreten werden. Keine endemischen Arten finden sich in den Gebirgen der Balkanhalbinsel (mit Ausnahme der Südkarpaten, die drei Endemiten zählen), in den Mittelgebirgen Eifel, Ardennen und Harz, in den Gebirgen Englands und in Südfennoskandien.

Fast alle nicht-endemischen europäischen Gebirgsarten wurden nicht nur in den Alpen, sondern auch in den benachbarten europäischen Mittelgebirgen und/oder den Karpaten (vor allem den Nordkarpaten) gefunden. In den entfernteren Gebirgen findet sich nur ein beschränkter Teil dieser Arten wieder (Tabelle 1).

Tabelle 1: Westpaläarktische Arten, gehörig zu Artengruppen mit rein oder vorwiegend westpaläarktischer Verbreitung.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Dolichopeza																
fuscipes	**A,It,K**		x				x									
hispanica	**A,Ib**															
graeca						x	x									
hirsuticauda . .								x								
nitida			x		x						x	x				
schahriari								x								
Emodotipula																
abruzzina	It															
axeli									x		x					
barbara	A															
elbursina								x								
kavkazina								x								
obscuriventris .		x														
saginata			x	x					x							
ukrainiana					x	x	x									
ulfstrandi												x				
Lunatipula																
affinis			x	x							x	x			x	
alpina	It		x	x					x	x	x					
bullata			x	x					x							
circumdata . . .			x		x						x	x			x	
fascingulata . .	It		x	x	x	x	x									
limitata			x	x	x				x		x	x			x	
magnicauda . .			x	x					x							
Mediotipula																
siebkei	It	x	x	x	x	x	x		x	x	x					
caucasiensis . . .								x								
aragoniensis . .		x														
brolemanni . . .		x														
cataloniensis . .		x														
galiciensis		x														

Tabelle 1 (Fortsetzung 1)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
anatoliensis								x								
mikiana			x	x	x											
stigmatella			x	x	x	x	x	x								
fulvogrisea	A															
nitidicollis	Ib															
sarajevensis		x	x		x	x	x			x						
Nephrotoma																
moravica				x												
sardiniensis	S															
tenuipes		x	x	x	x	x	x	x			x			x	x	
Pterelachisus																
gredosi	Ib															
kaisilai												x		x	x	
plitviciensis					x	x	x									
pseudoirrorata			x	x	x				x		x					
spathifera	It															
trichopleura								x								
austriaca			x		x	x										
crassiventris			x	x	x	x										
glacialis			x				x									
neurotica		x	x	x	x	x	x		x							
padana			x													
pseudocrassiventris			x				x									
pseudopruinosa			x	x	x											
irregularis			x													
osellai			x													
berteii	It															
bilobata			x													
dolomitensis			x													
mayerduerii			x													
sautteri			x													
subglacialis			x													

Tabelle 1 (Fortsetzung 2)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
c. cinereocincta			x	x	x				x		x					
polaruralensis												x				
luridorostris			x	x	x				x	x	x	x		x	x	
Savtshenkia																
atlas	A															
breviantennata	**Ibit**															
cheethami	It	x	x	x	x		x			x						
hartigiana	**K, S**															
simulans				x	x											
aspromontensis	It						x									
odontostyla							x	x								
serrulifera	It	x	x	x						x						
g. gimmerthali			x	x	x			x		x	x	x				
g. pteromaculata	K															
mattheyi		x														
pechlaneri			x					x								
grisescens			x	x	x		x		x	x	x	x			x	
goriziensis			x		x	x										
tulipa			x													
villeneuvii	Ib															
boreosignata												x				
corsosignata	K															
cyrnosardensis	K,S															
nielseni			x													
sardosignata	K,S															
subsignata			x	x	x			x	x							
benesignata			x	x	x		x	x	x		x	x		x		
eleonorae					x											
mannheimsi			x													
persignata												x		x	x	
subnodicornis		x	x	x	x				x		x	x			x	
postposita												x			x	

Tabelle 1 (Fortsetzung 3)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
interserta			x	x	x			x			x				x	
convexifrons													x	x		
i. invenusta												x		x	x	
i. subinvenusta		x	x	x												
baltistanica								x							x	
nivalis								x								
limbata			x	x	x				x	x	x	x		x	x	
Schummelia																
ahrensi								x								
butzi	K															
zernyi		x	x	x	x											
zonaria			x	x	x				x							
Vestiplex																
cisalpina			x													
hemapterandra			x													
saccai			x													
p. pallidicosta	It	x	x		x	x	x					x				
p. pullata								x								
franzi			x													
riedeliana			x													
sexspinosa			x													
m. montana		x	x		x	x	x			x						
m. carolae			x													
m. verberneae												x	x			
s. strobliana			x		x										x	
s. hemiptera					x											
s. pyrenaei		x														
e. excisa			x	x	x	x	x					x	x			
e. carpatica					x											

Tabelle 2: Westpaläarktische Arten, gehörig zu Artengruppen mit vorwiegend ostpaläarktischer Verbreitung.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Angarotipula																
tumidecornis												x		x		
Arctotipula																
aleutica												x		x		x
ciliata													x	x		
salicetorum												x	x		x	
Lindnerina																
bistilata			x							x	x	x		x		
subexcisa												x	x	x	x	
Lunatipula																
trispinosa												x	x	x	x	
pararecticornis													x	x		
recticornis			x	x							x					
a. adusta			x												x	
a. lucistriata								x							x	
Nephrotoma																
austriaca			x													
lundbecki												x	x	x	x	x
ramulifera												x		x	x	x
Prionocera																
abscondita												x	x	x		
absentiva									x							
proxima												x	x	x	x	
setosa												x				
subturcica												x				
tjederi				x								x	x	x	x	
lackschewitzi												x	x	x		
lapponica												x	x	x	x	
mannheimsi													x			
recta												x				
ringdahli												x	x	x	x	
serricornis												x	x	x	x	

Tabelle 2 (Fortsetzung)

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika
Pterelachisus																
middendorffi												x	x	x	x	
apicispina			x		x									x		
octomaculata												x				
pseudohortensis											x			x		
crassicornis												x	x	x	x	
hirsutipes													x	x		
laetibasis				x								x		x	x	
stackelbergiana													x	x		
carinifrons													x	x		x
tristriata													x	x		
Vestiplex																
arctica												x	x	x		x
laccata												x	x	x	x	
tchukchi												x	x	x	x	
transbaicalica												x	x	x	x	
Yamatotipula																
fendleri												x				
freyana												x	x	x	x	
moesta												x	x	x		
lionota												x	x	x		x

Tabelle 3: Arten gehörig zu westpaläarktischen Artengruppen.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Rein westpaläarktische Arten																	
endemisch ...	17	7	18	1	3	—	—	10	—	—	—	3	—	—	—	—	59
nicht endem. .	9	9	30	21	25	14	16	5	11	7	7	5	2	—	—	—	40
Arten mit Verbreitung in der West- und der Ostpaläarktis ..	—	2	11	9	10	1	3	4	6	3	10	12	1	7	15	—	17
Rein ostpaläarktische Arten																	
endemisch ...	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	4
nicht endem. .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1
Summe	26	18	59	31	38	15	19	19	17	10	17	20	3	11	17	—	121

Tabelle 4: Arten gehörig zu ostpaläarktischen Artengruppen.

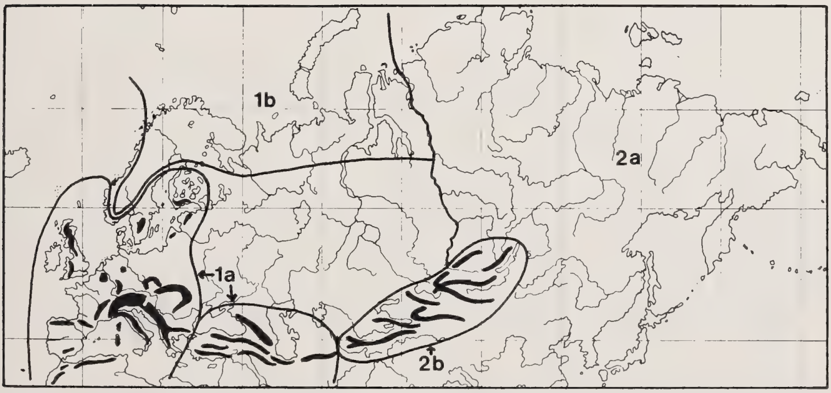
	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Rein ostpaläarktische Arten																	
endemisch ...	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80	13	—	93
nicht endem. .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	8	—	8
Arten mit Verbreitung in der West- und der Ostpaläarktis ..	—	—	3	2	1	—	—	1	—	1	2	25	26	32	19	6	35
Rein westpaläarktische Arten																	
endemisch ...	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	5	1	—	—	—	8
nicht endem. .	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
Summe	—	—	5	3	1	—	—	1	1	1	3	30	27	120	40	6	145

Tabelle 5: Faunenzusammensetzung.

	Westmedit. Gebirge	Pyrenäen/Kant. Geb.	Alpen	Zentraleur. Mittelgeb.	Karpaten	Balkanhalbinsel/West	Balkanhalbinsel/Süd	Kaukasus und Umg.	Eifel/Ardennen/Harz	Gebirge von England	Südfennoskandien	Nordeuropa	Nordwestsibirien	Ostasien	Zentralasien	Nordamerika	Summe
Zu westpaläarktischen Artengruppen gehörige Arten:																	
endemisch,																	
absolut	17	7	18	1	3	—	—	10	—	—	—	3	—	3	1	—	63
%	65	39	28	3	8	—	—	50	—	—	—	6	—	2	2	—	24
nicht end.,																	
absolut	9	11	41	30	35	15	19	9	17	10	17	17	3	8	17	—	58
%	35	61	64	88	90	100	100	45	94	91	85	34	10	6	29	—	22
Summe,																	
absolut	26	18	59	31	38	15	19	19	17	10	17	20	3	11	18	—	121
%	100	100	92	91	98	100	100	95	94	91	85	40	10	8	31	—	46
Zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörige Arten:																	
endemisch,																	
absolut	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	5	1	80	13	—	101
%	—	—	2	—	—	—	—	—	6	—	—	10	3	61	22	—	38
nicht end.,																	
absolut	—	—	4	3	1	—	—	1	—	1	3	25	26	40	27	6	44
%	—	—	6	9	2	—	—	5	—	9	15	50	87	31	47	100	16
Summe,																	
absolut	—	—	5	3	1	—	—	1	1	1	3	30	27	120	40	6	145
%	—	—	8	9	2	—	—	5	6	9	15	60	90	92	69	100	54

Tabelle 6: Faunenzusammensetzung von vier Teilgebieten der Paläarktis.

	Zu westpal. Artengruppen gehörige Arten			Zu ostpal. Artengruppen gehörige Arten			Summe
	endemisch	nicht endemisch	Summe	endemisch	nicht endemisch	Summe	
1a Gebirge der Westpaläarktis	91 78 %	16 14 %	107 92 %	3 2 %	7 6 %	10 8 %	117
1b Boreales Gebiet der Westpaläarktis	3 5 %	18 31 %	21 36 %	6 10 %	31 54 %	37 64 %	58
2a Ostasien	3 2 %	8 6 %	11 8 %	80 61 %	40 31 %	120 92 %	131
2b Zentralasien	1 2 %	17 29 %	18 31 %	13 22 %	27 47 %	40 69 %	58



Karte 1: Die Teilgebiete der Paläarktis: das westpaläarktische Gebiet mit 1a den Gebirgen (unterteilt in die Gebirge Europas und den Kaukasus mit benachbarten Gebirgen) und 1b dem borealen Gebiet; das ostpaläarktische Gebiet mit 2a Ostasien und 2b den zentralasiatischen Gebirgen.

Heutige Areale

Aus den Tabellen ging hervor, daß die paläarktische Region für die montanen, alpinen und borealen Tipuliden in vier Teilgebieten aufzuteilen ist: die Westpaläarktis mit den Gebirgen und dem borealen Gebiet und die Ostpaläarktis mit Zentral- und Ostasien (Karte 1). In den Rahmen dieser Arbeit fallen nur die beiden Großareale der Westpaläarktis. Da aber in Zentralasien so viele Arten vorkommen, die zu westpaläarktischen Artengruppen gehören, soll auch dieses Gebiet mitberücksichtigt werden.

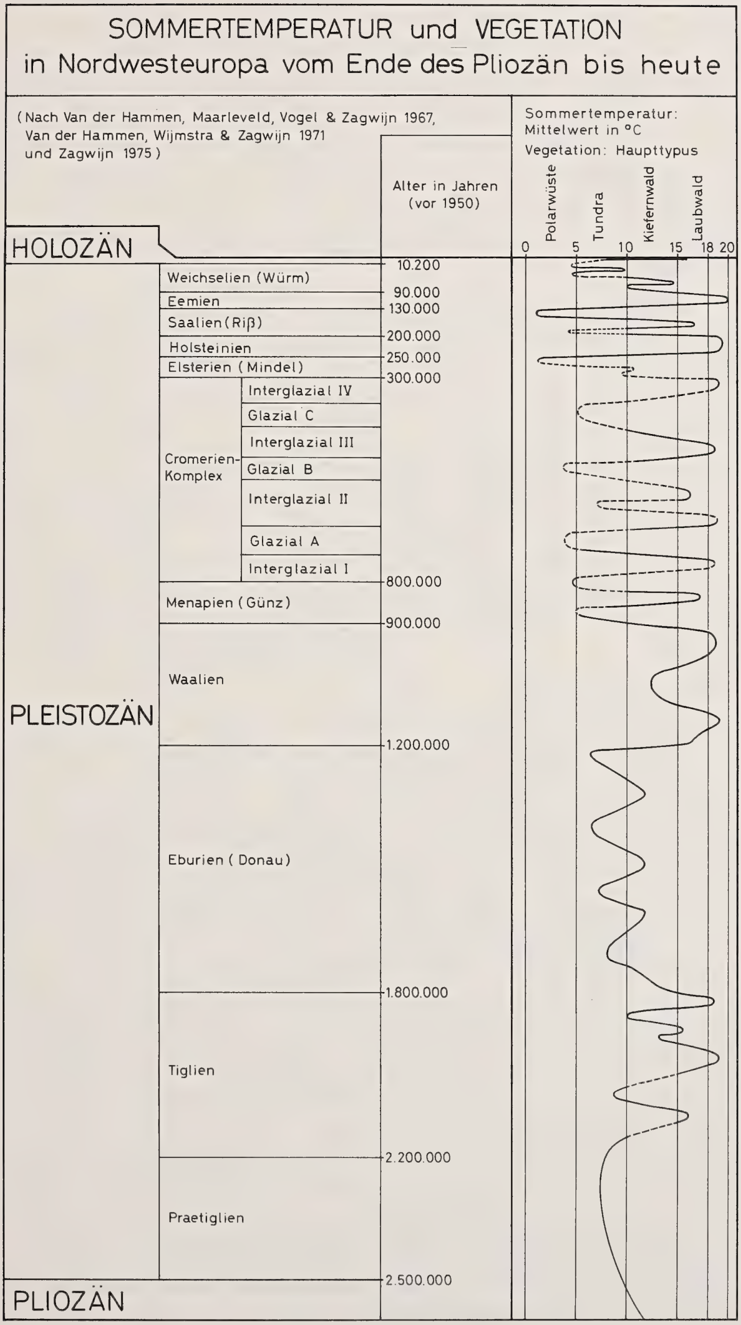
Die Tipulidenfaunen der West- und der Ostpaläarktis

Ein Unterschied zwischen der west- und ostpaläaktischen Tipulidenfauna wurde bereits in unserer Arbeit über die Tipuliden der europäischen Tiefebene (Theowald & Oosterbroek 1983) erwähnt. Auch für die Tipuliden der montanen, alpinen und borealen Gebiete gibt es einen solchen Unterschied, wie aus den Tabellen hervorgeht. Die gesonderte Entwicklung der beiden Faunen begann wahrscheinlich erst im Pleistozän.

In der ersten Hälfte des Tertiärs hatte Eurasien eine tropische bis subtropische Vegetation von gleichmäßig über dieses Gebiet verbreiteten Arten, wie anhand von Fossilien festgestellt werden konnte. Offenbar gab es damals in diesem Gebiet auch eine ziemlich einheitliche Tipulidenfauna. Von dieser beschrieben Alexander (1931) eingehend 16 Arten aus dem Bernstein (Oligozän) und Cockerell (1921) sowie Cockerell & Haines (1921 a, 1921 b) die Flügel von 5 auf der Insel Wight fossil gefundenen Taxa, ebenfalls aus dem Oligozän. Von diesen 21 Arten gehören drei zu Gattungen, die heute nur auf der Südhemisphäre vorkommen (*Megistocera*, *Holorusia* und *Macromastix*), und 17 stehen Gattungen am nächsten, die heute ebenfalls auf die Südhemisphäre beschränkt sind. Nur eine, *Tipula scudderiana* Alexander, ähnelt Arten, die auch heute auf der Nordhemisphäre verbreitet sind, und wohl den Arten der Untergattung *Tipula (Lindnerina)*, einer Gruppe mit Reliktverbreitung im holarktischen Raum. Wahrscheinlich ist diese frühtertiäre Tipulidenfauna der Nordhemisphäre in der zweiten Hälfte des Tertiärs, als das Klima sich stark veränderte, größtenteils ausgestorben und hat sich aus ihren Resten in der zweiten Hälfte des Tertiärs und im Pleistozän eine neue, dem gemäßigten und kühleren Klima angepaßte Fauna entwickelt.

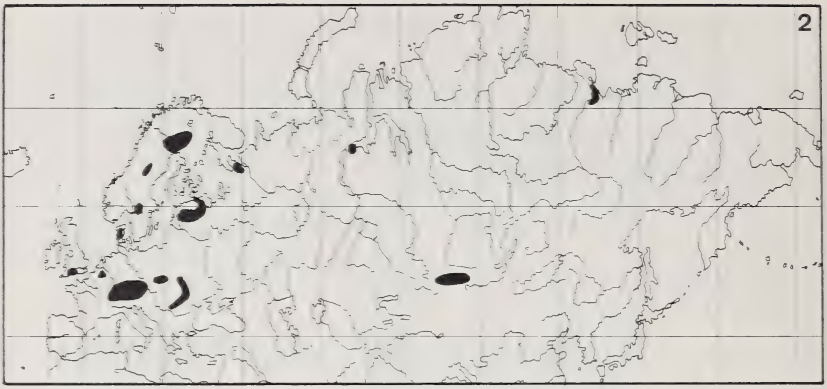
Vor allem auf Grund palynologischer Untersuchungen sind Klima und Vegetationsgeschichte der zweiten Hälfte des Tertiärs und des Pleistozäns recht gut bekannt (Lindroth 1960; Van der Hammen, Maarleveld, Vogel & Zagwijn 1967; Frenzel 1968; Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn 1971; Adams 1981). Am Ende des Tertiärs war der holarktische Laubwald endgültig in ein europäisches, ein ostasiatisches und ein nordamerikanisches Waldgebiet auseinandergefallen.

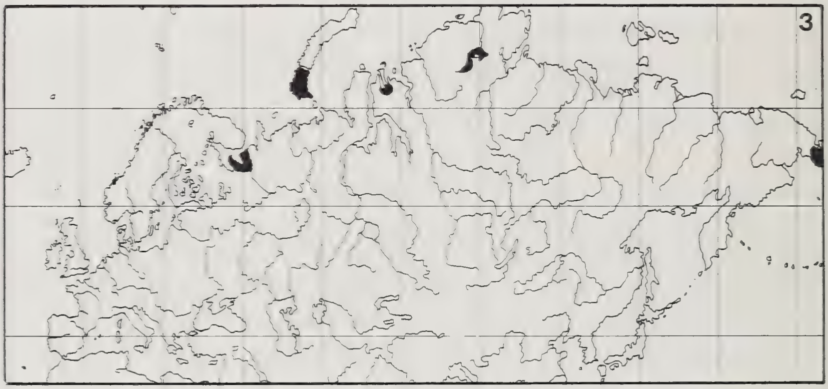
Tabelle 7

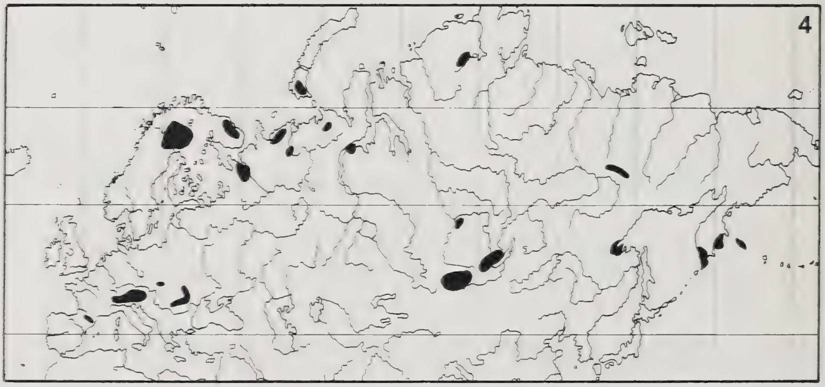


SOMMERTEMPERATUR und VEGETATION in Nordwesteuropa vom Ende des Pliozän bis heute

(Nach Van der Hammen, Maarleveld, Vogel & Zagwijn 1967, Van der Hammen, Wijmstra & Zagwijn 1971 und Zagwijn 1975)







Karte 2: Verbreitung von *T. (Pterelachisus) luridorostris* Schummel.
Karte 3: Verbreitung von *T. (Yamatotipula) lionota* Holmgren.
Karte 4: Verbreitung von *T. (Savtshenkia) invenusta* Riedel (in den zentraleuropäischen Gebirgen die Unterart *subinvenusta* Slipka).

Zwischen dem europäischen und dem ostasiatischen entwickelte sich in Westsibirien ein trockenes Steppengebiet, das in den Kaltzeiten der zweiten Hälfte des Pleistozäns (Tabelle 7) oftmals ganz durch das Wasser des stark vergrößerten Kaspischen Meeres und von Eisstauseen bedeckt war, während sich im Norden Polarwüsten und Eiskappen anschlossen. Das europäische und das ostasiatische Gebiet waren damit während längerer Zeiten im Pleistozän durch ein Gebiet getrennt, das für Tipuliden völlig ungeeignet war. Nur während kürzerer Zeiträume bestand ein Koniferen- oder Mischwaldgürtel zwischen Nordkarpaten und Baikalsee oder ein geschlossener Tundra- und Taigagürtel im Norden von Eurasien.

Es ist verständlich, daß sich unter diesen Umständen bei den sich nur langsam ausbreitenden Tipuliden eine west- und eine ostpaläarktische Fauna entwickeln konnte. Einige der neuen, an das gemäßigte Klima angepaßten Gattungen und Untergattungen haben sich wohl früh, vielleicht in der zweiten Hälfte des Tertiärs oder am Anfang des Pleistozäns, als die westsibirische Barriere noch wenig wirksam war, über das ganze paläarktische Gebiet ausbreiten können und sich später in ost- und westpaläarktische Artengruppen differenziert, z. B. *Pterelachisus* und *Vestiplex*. Anderen Gattungen und Untergattungen ist dies weniger oder nicht gelungen, und sie haben jetzt vorwiegend oder rein west- (*savtshenkia*, *Mediotipula*) oder ostpaläarktische Verbreitung (*Angarotipula*, *Arctotipula*, *Bellardina*, *Prionocera*). Von ihnen konnten nur einzelne Arten sich in das benachbarte Gebiet ausbreiten.

Die Tipulidenfauna des borealen Gebietes der Westpaläarktis (Karte 5—7)

Das boreale Gebiet der Westpaläarktis (Nordeuropa und Nordwestsibirien) zählt 58 Arten, die den hier bearbeiteten Gruppen zuzurechnen sind: 21 gehören zu westpaläarktischen Artengruppen (darunter drei Endemiten für das boreale Gebiet) und 37 zu ostpaläarktischen Artengruppen (darunter 6 Endemiten). Die wenigen endemischen Arten sind ihren Schwesterarten noch sehr ähnlich und haben sich daher wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert.

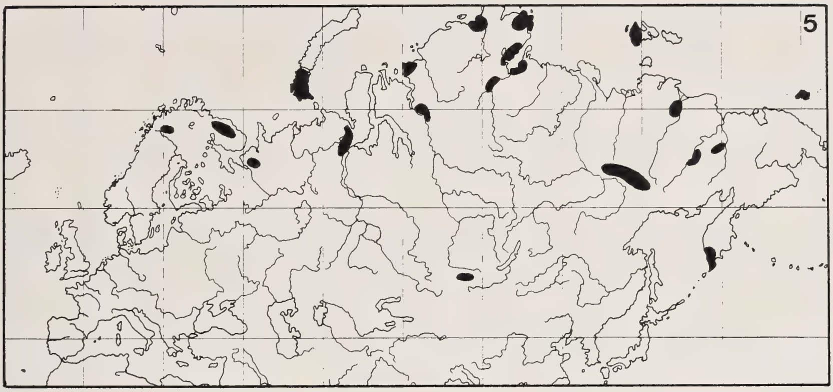
Im Saalien (Tabelle 7) war das ganze Tundrengebiet von Nordeurasien fast völlig vereist, und es gab nur noch im äußersten Osten von Asien einige eisfreie Tundren und alpine Gebiete. Südlich der Eisdecke gab es fast nur trockene Kältesteppen. Nach dem Saalien bestand für kürzere Zeit ein zusammenhängendes Tundrengebiet, das aber in der Eemwarmzeit wieder fast restlos verschwand. Tundrenreste fanden sich damals nur in den Gebirgen von Skandinavien, auf Nowaja Semlja und in Ostasien. Am Ende des Eemien breitete die Tundra sich wieder über ganz Nordeurasien aus, wurde aber im Weichselien erneut durch Eiskappen und trockene Kältewüsten geteilt. Es resultierten drei fast völlig isolierte Tundrengebiete: ein kleineres in Frankreich nördlich der Pyrenäen bis nach Südengland, ein größeres in Nordrußland und Nordwestsibirien zwischen dem

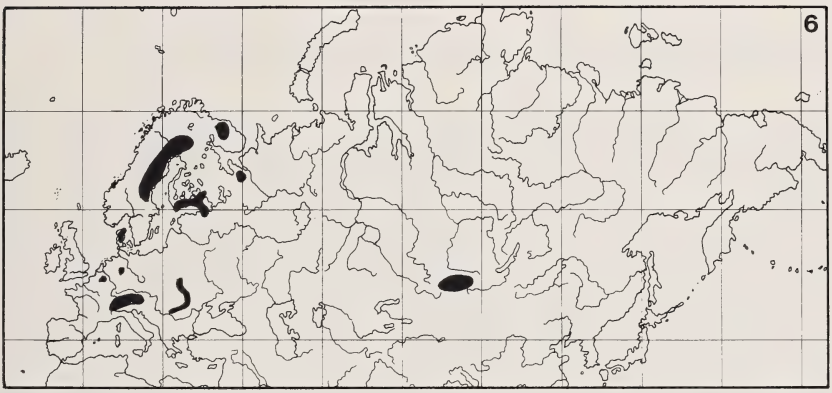
Weißen Meer und dem Jenissei, das aber durch die Eisdecke des Ural teilweise durchschnitten wurde, und ein drittes in Ostasien, östlich vom Fluß Anabar. Nach der Weichselzeit verschwand das französische Tundrengebiet, und heute bildet die Tundra in der borealen Zone Eurasiens wieder einen weitgehend geschlossenen Gürtel. Die Fläche zwischen den europäischen Gebirgen und den borealen Eiskappen war im Saalien und im Weichselien größtenteils trockene Kältesteppe, vor allem in der Weichselzeit gab es dort aber noch mehrere kleine feuchte Tundrenflächen. Die wiederholte Unterbrechung des Tundrengürtels hat bei Pflanzen die Artbildung stark gefördert (Frenzel 1968).

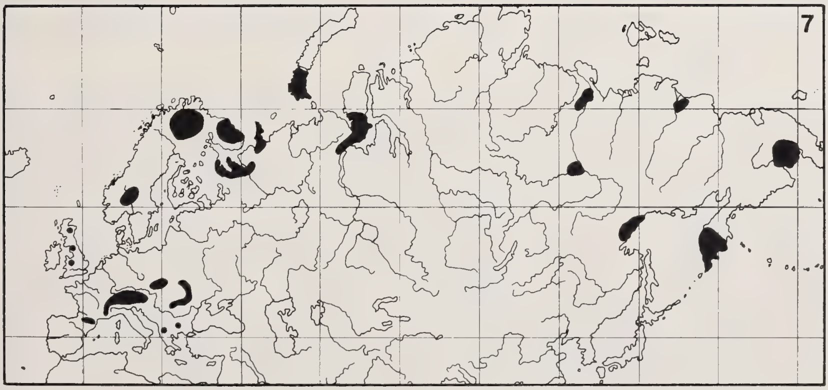
Da das boreale Gebiet der Westpaläarktis im Saalien bis weit nach Osten und Süden ganz vereist war, können die heutigen Tipulidenarten dieses Gebietes sich erst nach dieser Kaltzeit dort niedergelassen haben. Die mehrfachen Veränderungen in der Lage der Tundra seit dem Saalien machten es möglich, daß Arten aus den europäischen Gebirgen sich in das boreale Gebiet Europas und sogar bis in dasjenige Ostasiens ausbreiten konnten, und umgekehrt, daß ostasiatische Arten bis nach Europa vordrangen. Auf ihrem Weg im Norden Eurasiens fanden diese Arten zeitweilig einen geschlossenen Tundrengürtel vor, was ihre Ausbreitung erleichterte. Vor allem viele ostasiatische Arten sind daher bis Nordskandinavien verbreitet. Zwischen den mitteleuropäischen Gebirgen und dem borealen Gebiet gab es aber meistens nur ein Mosaik von Kältesteppen und kleinen Tundrenflächen, was die Ausbreitung nach Norden erschwerte. Deshalb sind weniger europäische Arten in das boreale Gebiet gelangt und viele von ihnen nur bis Nordskandinavien und auf die Kola-Halbinsel. Die periodischen Unterbrechungen des Tundrengebietes förderten die Artbildung, und mehrere Arten spalteten sich in Unterarten oder Schwesterarten auf, die auch heute noch geographisch getrennt sind. Ein interessantes Beispiel ist *Vestiplex montana* (Karte 7) mit der Nominatunterart in den mitteleuropäischen Gebirgen und in England, der Unterart *verberneae* in Nordeuropa und Nordwestsibirien und der Unterarte *excisoides* jenseits des Jenissei. *Savtshenkia cinereocincta* hat die Nominatunterart in den europäischen Gebirgen und überdies in Nordeuropa und Nordwestsibirien und ist jenseits des Jenissei in Ostasien mit der Unterart *mesacantha* vertreten. Die in den europäischen Gebirgen und in Südfennoskandien vorkommende *Lunatipula recticornis* ist die Schwesterart der in Nordwestsibirien und Ostasien verbreiteten *pararecticornis*. In den Tabellen 1 und 2 finden sich weitere Beispiele.

Auf den Karten 5—7 sind die drei häufigsten Verbreitungstypen borealer westpaläarktischer Tipuliden anhand von Beispielen dargestellt:

1. das boreale Gebiet der Westpaläarktis und Ostasien (oftmals auch Zentralasien): 31 Arten, 54 % der zugehörigen Arten, meist zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Prionocera lapponica* (Karte 5);







Karte 5: Verbreitung von *Prionocera lapponica* Tjeder.
Karte 6: Verbreitung von *T. (Lunatipula) limitata* Schummel.
Karte 7: Verbreitung von *T. (Vestiplex) montana* Curtis (in den zentraleuropäischen und britischen Gebirgen die Unterart *montana* Curtis; im borealen Gebiet der Westpalaearktis die Unterart *verberneae* Mannheims & Theowald; in Ostasien die Unterart *excisoides* Alexander).

2. das boreale Gebiet der Westpaläarktis und die Gebirge von Mitteleuropa (oftmals auch Zentralasiens): 10 Arten, 17 %, ausnahmslos zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Lunatipula limitata* (Karte 6);

3. Endemiten für das boreale Gebiet der Westpaläarktis: 10 Arten oder 17 %, 4 zu west- und 6 zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Vestiplex montana* (Karte 7).

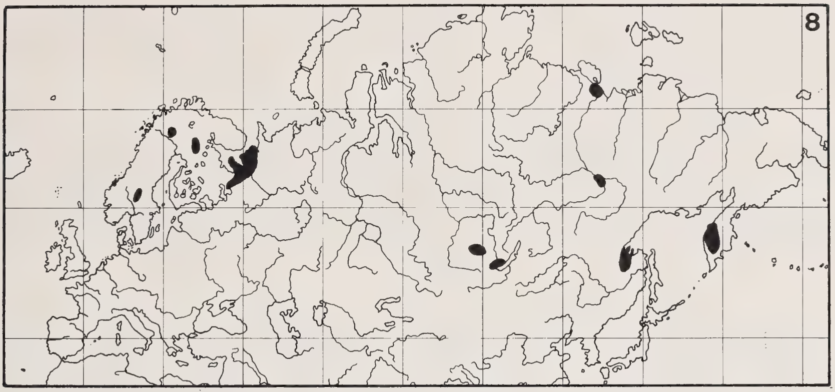
Die 7 restlichen Arten (12 %) können entweder auf einen der oben genannten Verbreitungstypen zurückgeführt werden (z. B. *Pterelachisus luridorostris*, Karte 2, eine ursprünglich westpaläarktische Gebirgsart, die sich im borealen Gebiet bis jenseits des Jenissei ausgebreitet hat; vgl. mit Karte 6), oder ihre Verbreitung ist ungenügend bekannt.

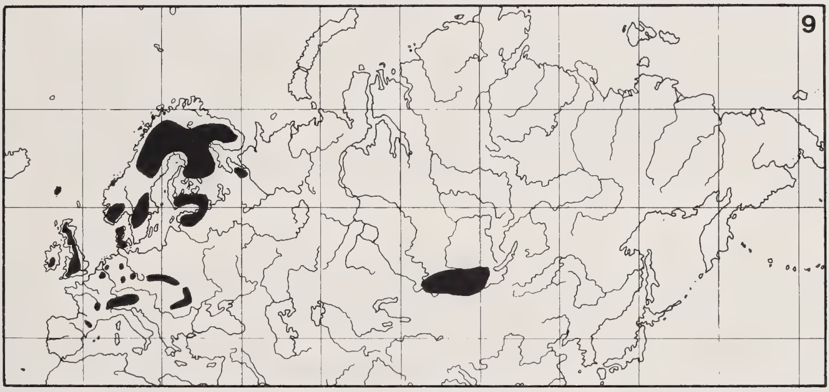
Die Tipulidenfauna der zentralasiatischen Gebirge (Karte 8—10)

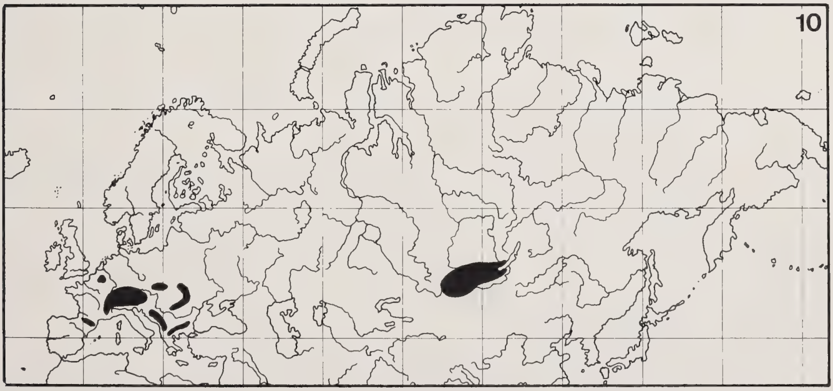
Die Faunenzusammensetzung der Gebirgsarten in Zentralasien ist fast identisch mit der des borealen Gebietes der Westpaläarktis. Beide zählen 58 in Betracht kommende Arten. Das zentralasiatische Gebiet hat 18 (gegen 21) Arten, die westpaläarktischen Artengruppen angehören, darunter eine (gegen 3) endemische, und 40 (gegen 37) Arten, die ostpaläarktischen Artengruppen zuzurechnen sind, darunter 13 (gegen 6) endemische (Tabelle 6). Auch hier sind die Endemiten ihren Schwesterarten noch sehr ähnlich und haben sich demnach wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert. Auffallend sind die verhältnismäßig vielen Endemiten aus ostpaläarktischen Artengruppen. Nach Gorodkov (1977) ist das ostasiatische Gebiet aber viel weniger untersucht als das zentralasiatische. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß mehrere dieser Endemiten in Zukunft auch in Ostasien gefunden werden.

Im Saalien waren die zentralasiatischen Gebirge größtenteils vergletschert und von ausgedehnten trockenen Kältesteppen umgeben. Als Lebensraum für Tipuliden waren sie damals ungeeignet. Wahrscheinlich haben dort keine Arten die Klimabedingungen des Hochsaalien überstanden, zumal dort bislang nur montane Arten gefunden wurden, dagegen keine, die hochalpinen Bedingungen angepaßt sind. Auch in der Weichselzeit gab es eine Vergletscherung; diese war aber weniger ausgedehnt, und die Gebirge waren damals von feuchten Tundrengebieten umgeben. Nach dem Saalien war das zentralasiatische Gebirgsland wohl immer mehr oder weniger als Lebensraum für Tipuliden geeignet, und von dieser Zeit an haben sich wohl Arten aus den umliegenden Gebieten dorthin ausgebreitet.

Für diese Arbeit sind vor allem die 18 zu westpaläarktischen Artengruppen gehörenden Arten interessant, die in Europa und in den zentralasiatischen Gebirgen verbreitet sind. Nur eine davon entwickelte sich zu einer endemischen Art, *Pterelachisus tshernovskii* (Karte 10), die den europäischen Arten der *austriaca*-







Karte 8: Verbreitung von *T. (Vestiplex) transbaicalica* Alexander.
Karte 9: Verbreitung von *T. (Savtshenkia) subnodicornis* Zetterstedt.
Karte 10: Verbreitung der *T. (Pterelachisus) austriaca*-Gruppe (die zentraleuropäischen Arten (Tabelle 1) kommen in mehreren Gebirgen sympatrisch vor, bevorzugen dort aber jeweils verschiedene Biotope; in den zentralasiatischen Gebirgen *tshernovskii* Savtshenko).

Gruppe am nächsten verwandt und noch sehr ähnlich ist. Dies deutet darauf hin, daß die 18 Arten sich erst in jüngster Zeit von Europa bis nach Zentralasien ausgebreitet haben.

Der Gedanke liegt nahe, daß die Ausbreitung über die Gebirge der Türkei, des Iran und Afghanistans erfolgt sein könne (Karte 1). In diesen Gebieten wurde aber bisher keine der 18 Arten nachgewiesen, obwohl von dort mehr als 125 Arten bekannt geworden sind. Nur im weiter nördlich gelegenen Kaukasus finden sich drei dieser Arten. Eine Ausbreitung auf dem Weg über die genannten Gebirge ist demnach unwahrscheinlich.

Drei Arten haben möglicherweise den Weg durch die Tundren- und Taigagebiete von Nordeurasien benutzt und sich von Ostasien weiter bis nach Zentralasien ausgebreitet. Es sind dies *Pterelachisus kaisilai*, *Savtshenkia persignata* und *S. invenusta invenusta* (Karte 4). Diese Arten kommen unverändert in Nordeurasien, Ostasien und Zentralasien vor und haben ihr Schwestertaxon in den mitteleuropäischen Gebirgen. Vielleicht trifft dieser Ausbreitungstyp auch auf *Savtshenkia postposita* zu, die aber nur von etwa vier Fundorten in Nordeuropa und einem in Zentralasien bekannt ist. Die übrigen 14 Arten sind nicht von Ostasien oder nicht einmal von Nordeurasien bekannt und können diesen Ausbreitungsweg nicht benutzt haben.

Die Arten mit Verbreitung in Europa und den Gebirgen von Zentralasien sind fast ausnahmslos an Torfmoore und Nadelwälder gebunden. Nach dem Saalien reichte mehrmals für kürzere Zeit ein derartiger Vegetationsgürtel von den Nordkarpaten bis in die zentralasiatischen Gebirge. Zeitweilig dehnte sich dieser Gürtel in Europa von den Nordkarpaten bis zu den baltischen Staaten aus. Wahrscheinlich sind die übrigen 14 Arten, vielleicht auch *Savtshenkia postposita*, auf diesem Wege nach Zentralasien gelangt.

Auf den Karten 8—10 sind die drei häufigsten Verbreitungstypen der zentralasiatischen Arten anhand von Beispielen dargestellt:

1. Zentral- und Ostasien (oftmals auch das boreale Gebiet der Westpaläarktis): 26 Arten, 45 % der zugehörigen Arten, fast ausnahmslos zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörend; Beispiel *Vestiplex transbaicalica* (Karte 8);

2. Zentralasien und die europäischen Gebirge (oftmals auch Nordeuropa): 11 Arten, 19 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Savtshenkia subnodicornis* (Karte 9);

3. Endemiten für Zentralasien: 14 Arten oder 24 %, fast alle zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Savtshenkia austriaca*-Gruppe mit *tshernovskii* in Zentralasien (Karte 10).

Die restlichen 7 Arten (12 %) folgen entweder mit geringen Abwandlungen den beiden ersten Verbreitungstypen (vgl. Karte 2, *Pterelachisus luridorostris*, mit Karte 9), oder ihre Verbreitung ist noch ungenügend bekannt.

Die Tipulidenfauna der westpaläarktischen Gebirge (Karte 11—13)

Von den 117 montanen und alpinen Tipuliden der westpaläarktischen Gebirge sind 94 Arten (80 %) in ihrer Verbreitung auf diese Gebirge beschränkt, davon gehören nur 3 zu ostpaläarktischen Artengruppen. Die übrigen 23 Arten (20 %) sind weiter verbreitet und kommen auch in den borealen Gebieten der Westpaläarktis und/oder in Zentralasien vor (Tabelle 6). Im Gegensatz zu den beiden letztgenannten Gebieten haben somit die Gebirge der Westpaläarktis eine für sie charakteristische Tipulidenfauna.

Im Saalien waren diese Gebirge fast vollständig vergletschert oder mit trockenen Kältesteppen bedeckt, und vor allem während des Hochglazials dieser Zeit gab es in Mittel- und Westeuropa kaum noch Reste von unvereisten feuchteren Tundren. Auch die Iberische Halbinsel war damals wahrscheinlich fast vollständig von trockener Kältesteppe bedeckt. Nur in Nordafrika, im italo-balkanischen Gebiet und in Transkaukasien gab es noch Lebensräume, die für Tipuliden geeignet waren. Während der Weichselzeit bestanden dagegen in Mittel- und Westeuropa einige größere und mehrere kleinere Tundrengebiete, ein größeres reichte von den Pyrenäen bis nach Südengland. Die Pyrenäen und die Karpaten waren damals viel weniger vergletschert, und die Süd- und Ostalpen waren größtenteils eisfrei.

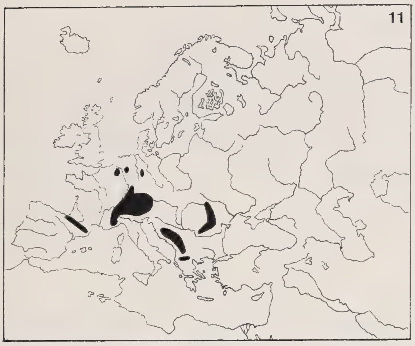
Heute gibt es eine Reihe Artengruppen und Untergattungen, die nur oder vorwiegend in den Gebirgen und borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen. Dies macht es wahrscheinlich, daß in Europa auch schon vor der Saalezeit eine derartige Fauna existierte. Die stenöken Arten dieser Fauna sind im Saalien sicher ausgestorben, die euryöken haben sich wohl wenigstens zum Teil in Refugien halten können. Als Refugium kommt vor allem das italo-balkanische Gebiet in Betracht, wo jetzt fast alle Gruppen von Gebirgsarten Vertreter oder nahe Verwandte haben. Von dort haben sie sich nach dem Saalien wieder über Europa ausgebreitet. In der Weichselzeit sind wahrscheinlich wieder eine Anzahl neu differenzierter, stenöker Arten ausgestorben, während sich wieder die euryöken in geeigneten Gebieten haben halten können.

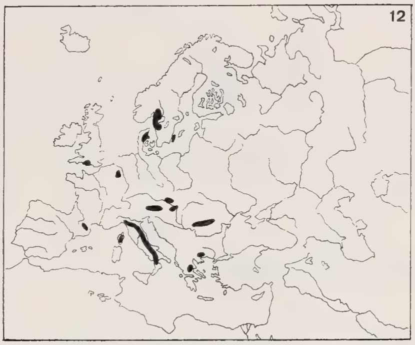
Nach dem Saalien hat das Klima in Europa sich mehrmals verändert. Es gab kältere und wärmere, trockenere und feuchtere Zeiten. Mit diesen Klimaschwankungen änderte sich auch die Hauptvegetation über größere Teile Europas. Heute bildet der sommergrüne Laub- und Mischwald die Hauptvegetation. Obwohl er an vielen Stellen durch die Landwirtschaft verdrängt wurde, ist er noch über das ganze Gebiet in Resten erhalten. Die an diese Vegetationsform gebundenen Tipuliden haben jetzt eine weite und ziemlich geschlossene Verbreitung (Theowald & Oosterbroek 1983). Mit der Ausbreitung der Viehzucht haben in den letzten Jahrhunderten die an Wiesen gebundenen Tipuliden eine weitere Verbreitung bekommen als in früheren Zeiten. Am Ende der Saale- und Weichselzeit gab es über größere Teile Europas weder Laub- und

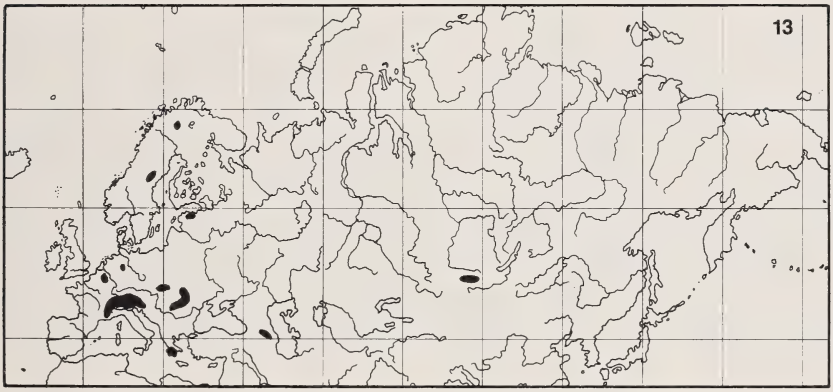
Mischwald noch Wiesen, sondern feuchte Tundren und Schmelwasserbäche. Damals waren die an diese Vegetation gebundenen Tipuliden weit verbreitet, z. B. die *Emodotipula*-Arten (kalte Bäche) und die Arten der *Vestiplex excisa*- und *V. montana*-Gruppe (Tundra). Sie konnten sich weit nach Norden ausbreiten, sind heute aber auf die hochalpinen Lagen der europäischen Gebirge und zum Teil auch auf die hochnordischen Tundren zurückgedrängt. Es gab auch Zeiten, zu denen der Koniferenwald weit verbreitet war. In solchen Zeiten konnten z. B. die an Nadelwald gebundenen Arten der *Pterelachisus gredosi*-Gruppe sich ausbreiten. Heute findet sich Nadelwald hauptsächlich noch in den Gebirgen, und die Tipuliden dieses Waldtyps sind in die Gebirge zurückgedrängt worden. Ähnliches gilt für die oligotrophen Hochmoore, wo Arten wie *Savtshenkia gimmerthali*, *grisescens* und *limbata* leben. Auch sie wurden größtenteils in die Gebirge zurückgedrängt. Die europäische Gebirgsfauna ist daher wenig einheitlich. Sie setzt sich aus Artengruppen zusammen, von denen jede ihren charakteristischen Biotop hat, und die nur darin übereinstimmen, daß ihre Lebensräume heute in den Gebirgen zusammengedrängt sind.

Viele Gebirgsarten konnten sich nach dem Saalien mehrmals ausbreiten und wurden auch mehrmals in voneinander isolierte Gebirge zurückgedrängt. Das hat sicher die Artbildung gefördert, und viele Gebirgsarten gehören zu Gruppen einander nahe verwandter Arten. Einige Schwesterartenpaare kommen sympatrisch vor, z. B. *Mediotipula stigmatella* und *mikiana*, *Schummelia zernyi* und *zonaria*. Solche Arten haben sich wohl schon früh differenziert und konnten sich nachträglich wieder ausbreiten. Andere Arten, z. B. die von *Emodotipula* (Karte 17), haben allopatrische Verbreitung. Sie haben sich wohl erst spät differenziert und sich seither nicht wieder ausgebreitet.

Die Tatsache, daß die heute in den Gebirgen lebenden Tipuliden sich mehrmals ausbreiten konnten und mehrmals in isolierte Gebirge zurückgedrängt wurden, ist sicher die wichtigste Ursache dafür, daß es in Europa heute so viele Gebirgsarten gibt. Die ursprüngliche Gebirgsfauna wurde aber auch auf andere Weise artenreicher. In Tabelle 1 sind 7 *Lunatipula*-Arten aufgeführt, deren jede zu einer anderen Artengruppe mit hauptsächlich mediterraner Verbreitung gehört. Dies deutet darauf hin, daß einige *Lunatipula*-Arten sich an die Gebirgsbedingungen angepaßt und sich mit weiteren Gebirgsarten über die europäischen Gebirge ausgebreitet haben. In Tabelle 2 sind 10 zu ostpaläarktischen Artengruppen gehörige Arten genannt, die jetzt in den europäischen Gebirgen vorkommen. Die meisten haben sich wohl von Ostasien durch die nördlichen Tundren- und Taigagebiete nach Nordeuropa und von dort bis in die Gebirge ausgebreitet. Für die beiden Unterarten von *Lunatipula adusta* (Karte 20) und für *Pterelachisus laetibasis* ist dies weniger wahrscheinlich. Die beiden erstgenannten Taxa haben ihre Hauptverbreitung in Zentralasien und sind weiter nördlich unbekannt. Sie sind sicher auf einem südlicheren Weg nach Europa gelangt, vielleicht sogar durch die südlichen Steppengebiete (sie sind fast mediterrane Unterarten). *Pterelachisus laetibasis* ist aus den europäi-







Karte 11: Verbreitung von *T. (Pterelachisus) neurotica* Mannheims.
Karte 12: Verbreitung von *T. (Mediotipula) siebkei* Zetterstedt.
Karte 13: Verbreitung von *T. (Savtshenkia) benesignata* Mannheims.

schen Gebirgen nur von einem Fundort in der Tschechoslowakei bekannt. Möglicherweise ist diese Art über den Nadelwaldgürtel, der sich zeitweilig von Zentralasien bis zu den Karpaten erstreckte, nach Europa gelangt.

Auf den Karten 11—13 sind die wichtigsten Verbreitungstypen der westpaläarktischen Gebirgsarten anhand von Beispielen dargestellt:

1. nur einer oder mehrere der europäischen Gebirgskomplexe: 94 Arten oder 80 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiele *Pterelachisus neurotica* (Karte 11) und *Mediotipula siebkei* (Karte 12);

2. bis in das boreale Gebiet und/oder bis Zentralasien verbreitet: 23 Arten oder 20 %, fast alle zu westpaläarktischen Artengruppen gehörig; Beispiel *Savtshenkia benesignata* (Karte 13).

Disjunktionen und isolierte Vorkommen

Heute sind die montanen, alpinen und borealen Tipuliden in die Gebirge und die borealen Gebiete zurückgedrängt und weisen damit in ihrer Verbreitung verschiedenartige Disjunktionen und isolierte Vorkommen auf. Diese sind aus den Verbreitungskarten ersichtlich und sollen hier kurz zusammengefaßt werden.

Die Nord-Süd-Disjunktion

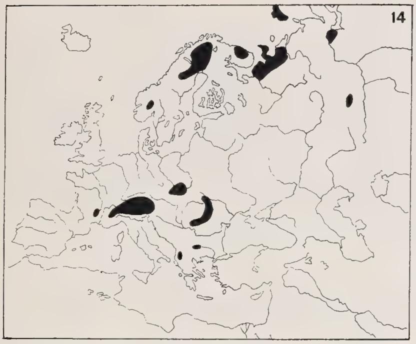
Die Arten, die gleichzeitig in den europäischen Gebirgen und in den borealen Gebieten vorkommen, zeigen mehr oder weniger deutlich eine Nord-Süd-Disjunktion, auch bekannt als arcto-alpine, boreo-alpine oder boreo-montane Verbreitung. Am deutlichsten ist diese Disjunktion bei Arten, die in den Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze in der hochalpinen Stufe leben, z. B. *Vestiplex excisa* (Karte 14) und *V. montana* (Karte 7). Sie ist aber auch bei *Vestiplex pallidicosta* deutlich (Karte 15), einer Art, die wahrscheinlich Nadelwälder bevorzugt und von der unklar ist, weshalb sie in den zentraleuropäischen Mittelgebirgen und in Eifel, Ardennen und Harz fehlt. Viel weniger deutlich ist die Nord-Süd-Disjunktion im allgemeinen bei Arten, die Hochmoore bevorzugen, z. B. *Savtshenkia subnodicornis* (Karte 9), *S. grisescens* und *S. limbata.* Die meisten Arten mit Nord-Süd-Disjunktion gehören zu westpaläarktischen Artengruppen; eine Ausnahme ist *Lindnerina bistilata* (Karte 18), die wohl aus Ostasien stammt.

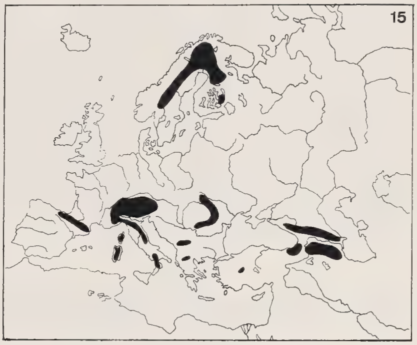
Die West-Ost-Disjunktion

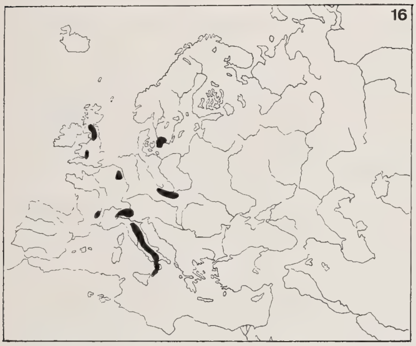
Eine Reihe von Arten findet sich in den europäischen und den zentralasiatischen Gebirgen und fehlt im dazwischen liegenden Gebiet. Damit ist eine West-Ost-Disjunktion gegeben. Fast alle diese Arten weisen gleichzeitig eine Nord-Süd-Disjunktion auf. Eine Ausnahme bildet beispielsweise *Vestiplex strobliana* (Karte 19), die in Nordeuropa fehlt. Die beiden Unterarten von *Lunatipula adusta* (Karte 20) ausgenommen, gehören alle Arten mit dieser Disjunktion zu westpaläarktischen Artengruppen. Diese auffallende Disjunktion wurde für *Nephrotoma*-Arten bereits erwähnt (Oosterbroek, Schuckard & Theowald 1976) und in Verbreitungskarten wiedergegeben (Oosterbroek 1978, 1979a, 1979b, 1979c) und wurde auch für eine Reihe Flachland-Tipuliden festgestellt (Theowald & Oosterbroek 1983).

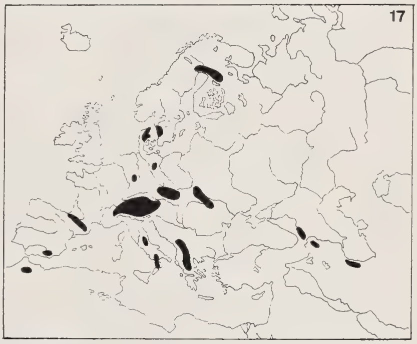
Die isolierte Lage der Britischen Inseln

Die britischen Gebirge sind durch die westeuropäischen Tiefebenen und seit mindestens 6000 Jahren auch durch Wasser von den Gebirgen des europäi-









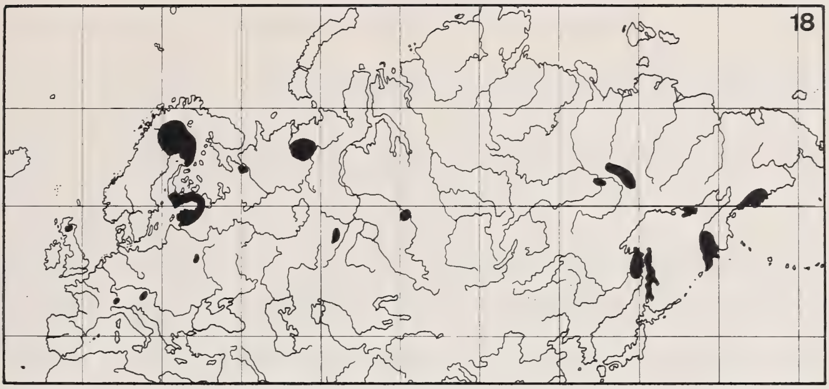
Karte 14: Verbreitung von *T. (Vestiplex) excisa* Schummel (in den Karpaten die Unterart *carpatica* Erhan & Theowald).
Karte 15: Verbreitung von *T. (Vestiplex) pallidicosta* Pierre (im Kaukasus die Unterart *pullata* Savtshenko).
Karte 16: Verbreitung von *T. (Lunatipula) alpina* Loew.
Karte 17: Verbreitung der westpalaearktischen *T. (Emodotipula)*-Arten (für die zugehörigen Arten siehe Tabelle 1; von der Sierra Nevada (Südspanien) sind nur Larven einer *Emodotipula*-Art bekannt).

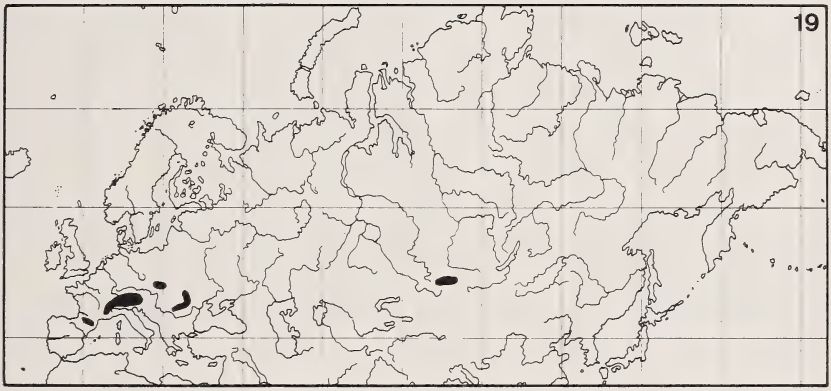
schen Festlandes getrennt. Im Weichselien waren die Britischen Inseln größtenteils vereist, von Südengland bis zu den Pyrenäen erstreckte sich aber ein Tundrengebiet. Es ist nur wenigen Arten gelungen, sich vom Festland bis zu den britischen Gebirgen auszubreiten (Tabelle 1 und 2: insgesamt 11 Arten). Die meisten dieser Arten sind an Moosvegetation gebunden, die vom Anfang des Holozäns bis zur Entstehung der Straße von Calais in Europa weit verbreitet war. *Vestiplex montana* (Karte 7), die in den europäischen Gebirgen nur oberhalb der Baumgrenze vorkommt, hat sich wohl in der Weichselzeit in der westeuropäischen Tundra ausgebreitet und ist schon damals nach England gelangt, wo sie sich bis heute in einigen ziemlich niedrigen Gebirgen mit rauhem Klima hat halten können. Kurz vor dem Entstehen der Straße von Calais drang der Buchenwald nach England vor. *Lunatipula alpina* (Karte 16) ist anscheinend an diesen Wald gebunden und hat sich vermutlich mit ihm nach England ausgebreitet. *Lindnerina bistilata* (Karte 18), die einzige Art aus einer ostpaläarktischen Artengruppe, ist wahrscheinlich an Nadelwälder gebunden und ist nur von einem Fundort im Norden Schottlands bekannt. Es ist unklar, auf welche Weise diese Art auf die Britischen Inseln gelangt ist.

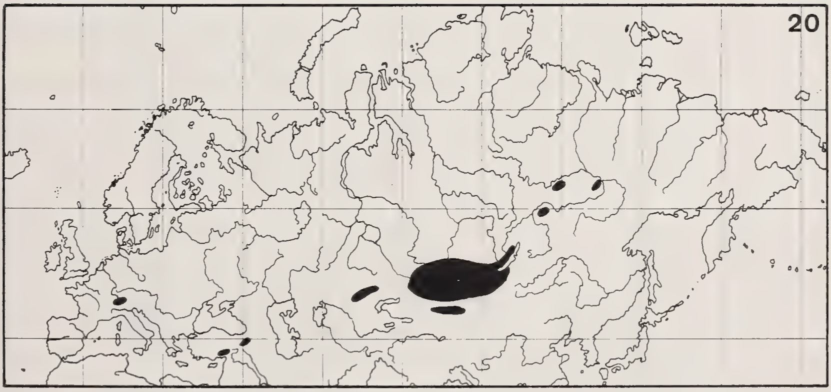
Die isolierte Lage des Kaukasus und der umgebenden Gebirge

Unter „Kaukasus und Umgebung" sind in dieser Arbeit die folgenden Gebirgsregionen zusammengefaßt: der Kaukasus, Transkaukasien (mit Georgien, Armenien und Azerbeidjan), die asiatische Türkei, Iran und Afghanistan. Die meisten der in den Tabellen 1 und 2 angeführten Arten sind nur vom Kaukasus und von Transkaukasien bekannt. In der Türkei findet sich nur der Endemit *Mediotipula anatoliensis* (Westtürkei), nächstverwandt mit der europäischen *mikiana*. Im Iran finden sich der Endemit *Dolichopeza schahriari*, nächstverwandt mit *hirsuticauda* von Kaukasus und Transkaukasien, der Endemit *Emodotipula elbursina*, wahrscheinlich mit *kavkazina* vom Kaukasus am nächsten verwandt, und *Savtshenkia pechlaneri*, die heute von einigen Fundorten in den Ostalpen und vom Iran bekannt ist. Die drei genannten Arten des Iran sind alle nur im Elbursgebirge gefunden worden, das an Transkaukasien grenzt. Von Afghanistan sind keine zugehörigen Arten bekannt. Unter den genannten Gebieten ist vor allem die Türkei in den letzten Jahren gut bearbeitet worden, und von diesem Gebiet sind schon mehr als 125 Arten bekannt. Iran und Afghanistan erscheinen mit 17 und 24 Arten viel ärmer an Tipuliden, sind aber sicher viel weniger besammelt worden.

Im Kaukasus und in den Gebirgen Transkaukasiens sind insgesamt 16 Gebirgsarten festgestellt worden. Eine, *Lunatipula adusta lucistriata* (Karte 20), stammt aus der Ostpaläarktis, die übrigen gehören zu westpaläarktischen Artengruppen. Unter diesen sind 7 Endemiten und haben 8 in den europäischen Gebirgen eine weitere Verbreitung. Die verhältnismäßig vielen Endemiten deuten darauf hin, daß ein Faunenaustausch mit den europäischen Gebirgen schwierig ist. Daraus, daß nur verhältnismäßig wenige europäische Gebirgsarten bis zum Kaukasus und nach Transkaukasien gelangt sind, kann man schließen, daß auch in früheren Zeiten nur ein geringer Austausch stattgefunden hat. Da die meisten dieser Arten im Kaukasus vorkommen, weniger in Transkaukasien und noch weniger in der Türkei und im Iran, muß man annehmen, daß die Einwanderung nicht von der Balkanhalbinsel über die Gebirge der Türkei, sondern nördlich des Schwarzen Meeres durch den Süden Rußlands erfolgt ist. Wir fanden diesen nördlichen Ausbreitungsweg auch für die Tipuliden der europäischen Tiefebenen (Theowald & Oosterbroek 1983).







Karte 18: Verbreitung von *T. (Lindnerina) bistilata* Lundström (in der Westpaläarktis die typische Unterart; in Magadan die Unterart *rectangularis* Savtshenko; im übrigen Ostasien die Unterart *lundstroemiana* Alexander

Karte 19: Verbreitung von *T. (Vestiplex) strobliana* Mannheims (in den Pyrenäen die Unterart *pyrenaei* Theowald; in den Karpaten die Unterart *hemiptera* Mannheims; in den zentralasiatischen Gebirgen wahrscheinlich die Nominatunterart, die auch von den Alpen und den Gebirgen der Tschechoslowakei bekannt ist).

Karte 20: Verbreitung von *T. (Lunatipula) adusta* Savtshenko (in Mongolei und Kleinasien die Unterart *lucistriata* Mannheims & Savtshenko).

Die isolierte Lage der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges

Die Pyrenäen und das Kantabrische Gebirge liegen nicht weit von den Alpen entfernt. Ihre Entfernung von den französischen Meer-Alpen beträgt entlang der Küste kaum 50 km, und durch die Cevennen sind sie fast mit den Alpen verbunden. Im Weichselien waren sie nur teilweise vereist und gab es sicher geeignete Stellen für Gebirgs-Tipuliden; überdies erstreckten sich damals von den Pyrenäen nach Norden und bis zu den Alpen feuchte Tundrengebiete. Es muß deshalb überraschen, daß nur verhältnismäßig wenige Arten, die in den Alpen heimisch sind, auch in den Pyrenäen vorkommen.

Unter den 18 Gebirgsarten der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges sind zwei Hochgebirgsarten: *Vestiplex montana* (Karte 7), die unverändert in den Pyrenäen und den Alpen vorkommt, und *V. strobliana* (Karte 19) mit der Nominatunterart in den Alpen und der Unterart *pyrenaei* in den Pyrenäen. Diese beiden Arten haben sich wohl in der Weichselzeit über die westeuropäischen Tundren bis zu den Pyrenäen ausgebreitet. Alle übrigen Arten sind an Moosvegetation oder an Nadelwälder gebunden. Unter ihnen sind einige Endemiten: *Emodotipula obscuriventris* (Karte 17), die vier Arten der *Mediotipula aragoniensis*-Gruppe und *Savtshenkia mattheyi*. Die zuletzt genannte Art steht *gimmerthali* sehr nahe und ist ihr auch sehr ähnlich. Sie hat sich wohl erst nach dem Weichselien differenziert. Auch die vier Arten der *Mediotipula aragoniensis*-Gruppe sind einander sehr ähnlich und kommen zum Teil allopatrisch vor. Nur *aragoniensis* hat eine weitere Verbreitung und ist heute von mehreren Stellen in den Pyrenäen bekannt. Die Aufteilung in vier Arten ist wohl erst nach dem Weichselien erfolgt. Die Gruppe steht *siebkei* (Karte 11) sehr nahe, und diese Art war demnach schon vor der Weichselzeit in den Pyrenäen heimisch. Die *Emodotipula*-Arten (Karte 17) kommen allopatrisch vor und haben sich demnach wohl erst in jüngster Vergangenheit differenziert. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Arten dieser Gruppe wurden noch nicht untersucht, und die Beschreibungen der meisten Arten sind noch im Druck. Es ist deshalb unklar, mit welcher Art *obscuriventris* am nächsten verwandt ist. Die übrigen 10 Arten kommen unverändert in den Alpen und in den Pyrenäen vor. Sie haben sich also wohl erst in jüngerer Zeit von den Alpen in die Pyrenäen ausgebreitet. Die Tipulidenfauna des dazwischen liegenden Gebietes (Cevennen mit angrenzenden montanen Gebieten) ist fast völlig unbekannt. Es gibt dort sicher viele Stellen, die für das Vorkommen der 10 Arten geeignet sind, weshalb nicht auszuschließen ist, daß diese Arten über Alpen, Cevennen und Pyrenäen eine fast geschlossene Verbreitung haben.

Die Gebirgsfauna der Pyrenäen und des Kantabrischen Gebirges entstand demnach größtenteils nach dem Weichselien und ausnahmslos nach dem Saalien. Ähnliches wurde auch für die dort und in Nordspanien vorkommenden Flachlandarten festgestellt (Theowald & Oosterbroek 1983). Die Feststellung (Theowald & Oosterbroek 1981), daß die Tipulidenfauna der Iberischen Halbinsel zu mehr als 90 % aus spätpleistozänen und holozänen Einwanderern besteht, stimmt damit überein.

Weitere Disjunktionen und isolierte Vorkommen

Wie bei Gebirgsarten zu erwarten, gibt es noch eine Reihe weiterer Disjunktionen und isolierter Vorkommen. Die meisten stammen aus jüngerer Zeit und haben noch nicht oder kaum zu Endemismen geführt. Eine Ausnahme bilden die isolierten Gebirge im westmediterranen Raum, wo vor allem im Atlas-Gebirge, in den Gebirgen der Iberischen Halbinsel (außer den Pyrenäen) und in den Gebirgen von Korsika und Sardinien noch mehrere endemische Arten vorkommen. Diese sind teils jung, teils Relikte aus einer älteren Fauna, die sicher schon vor der Saalezeit dort vorkam (Theowald & Oosterbroek 1980, 1981; Theowald, Dufour & Oosterbroek 1982).

Tabelle 8: Artenliste. Die einzelnen Tipuliden-Genera und die Subgenera von *Tipula* sind in den Tabellen 1—2 ohne taxonomische Wertung und ohne Autornamen in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Weitere taxonomische und nomenklatorische Information findet sich in dieser Liste. Die mit * gekennzeichneten Arten sind in den Tabellen 1—2 nicht aufgeführt, sie sind aber im Text erwähnt.

Dolichopezinae

Dolichopeza fuscipes Bergroth, 1889
graeca Mannheims, 1954
hirsuticauda Savtshenko, 1968
hispanica Mannheims, 1951
nitida Mik, 1869
schahriari Theowald, 1978

Tipulinae

Prionocera abscondita Lackschewitz, 1933
absentiva Mannheims, 1951
lackschewitzi Mannheims, 1952
lapponica Tjeder, 1948
mannheimsi Savtshenko, 1983
proxima Lackschewitz, 1933
recta Tjeder, 1948
ringdahli Tjeder, 1948
serricornis (Zetterstedt, 1840)
setosa Tjeder, 1948
subturciaca Savtshenko, 1983
tjederi Mannheims, 1952
Tipula (Schummelia) ahrensi Savtshenko, 1957
butzi Edwards, 1928
zernyi Mannheims, 1952
zonaria Goetghebuer, 1921

(Savtshenkia) aspromontensis Theowald, 1973
atlas Pierre, 1924
baltistanica Alexander, 1935
benesignata Mannheims, 1954
boreosignata Tjeder, 1969
breviantennata Lackschewitz, 1933
cheethami Edwards, 1924
convexifrons Holmgren, 1883
corsosignata Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
cyrnosardensis Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
eleonorae Theischinger, 1978
gimmerthali gimmerthali Lackschewitz, 1925
pteromaculata Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
glaucocinerea Lundström, 1915 *
goriziensis Strobl, 1893
grisescens Zetterstedt, 1838
hartigiana Theowald, Dufour & Oosterbroek, 1982
invenusta invenusta Riedel, 1919
subinvenusta Slipka, 1950
interserta Riedel, 1913
limbata Zetterstedt, 1838
mannheimsi Theowald, 1973
mattheyi Dufour, 1984
nielseni Mannheims & Theowald, 1959
nivalis Savtshenko, 1961
odontostyla Savtshenko, 1961
pechlaneri Mannheims & Theowald, 1959
persignata Alexander, 1945
postposita Riedel, 1919
sardosignata Mannheims & Theowald, 1959
serrulifera Alexander, 1961
simulans Savtshenko, 1966
subnodicornis Zetterstedt, 1837
subsignata Lackschewitz, 1933
tulipa Dufour, 1984
villeneuvii Strobl, 1909
(Mediotipula) anatoliensis Theowald, 1978
aragoniensis Theowald, 1978
brolemanni Pierre, 1921
cataloniensis Theowald, 1978
caucasiensis Theowald, 1978
fulvogrisea Pierre, 1924
galiciensis Theowald, 1978
mikiana Bergroth, 1888
nitidicollis Strobl, 1909
sarajevensis Strobl, 1900
siebkei Zetterstedt, 1852
stigmatella Schummel, 1833
(Emodotipula) abruzzina Tjeder (in litt.)
axeli Tjeder (in litt.)
barbara Tjeder (in litt.)
elbursina Tjeder (in litt.)

kavkazina Tjeder (in litt.)
obscuriventris Strobl, 1900
saginata Bergroth, 1891
ukraniana Tjeder (in litt.)
ulfstrandi Tjeder (in litt.)
(Angarotipula) tumidecornis Lundström, 1907
(Yamatotipula) fendleri Mannheims, 1963
freyana Lackschewitz, 1936
lionota Holmgren, 1883
moesta Riedel, 1912
(Arctotipula) aleutica Alexander, 1923
ciliata Lundström, 1915
salicetorum Siebke, 1851
(Pterelachisus) apicispina Alexander, 1933
austriaca (Pokorny, 1887)
berteii Rondani, 1842
bilobata (Pokorny, 1887)
carinifrons Holmgren, 1883
cinereocincta cinereocincta Lundström, 1907
mesacantha Alexander, 1933 *
crassicornis Zetterstedt, 1838
crassiventris Riedel, 1913
dolomitensis Theowald, 1980
glacialis (Pokorny, 1887)
gredosi Theowald, 1980
hirsutipes Lackschewitz, 1934
irregularis (Pokorny, 1887)
kaisilai Mannheims, 1954
laetibasis Alexander, 1933
luridorostris Schummel, 1833
mayerduerii Egger, 1863
middendorffi Lackschewitz, 1936
neurotica Mannheims, 1966
octomaculata Savtshenko, 1964
osellai Theowald, 1980
padana Dufour, 1981
plitviciensis Simova, 1962
polaruralensis Theowald, 1980
pseudocrassiventris Theowald, 1980
pseudohortensis Lackschewitz, 1932
pseudoirrorata Goetghebuer, 1921
pseudopruinosa Strobl, 1895
sautteri Doufour, 1982
spathifera Mannheims, 1953
stackelbergiana Lackschewitz, 1936
subglacialis Theowald, 1980
trichopleura Savtshenko, 1964
tristriata Lundström, 1915
tshernovskii Savtshenko, 1954
(Vestiplex) arctica Curtis, 1835
cisalpina Riedel, 1913
exisa carpatica Erhan & Theowald, 1961
exisa Schummel, 1833

franzi Mannheims, 1950
hemapterandra Bezzi, 1924
kamchatkana Alexander, 1933 *
laccata Lundström & Frey, 1916
montana carolae Dufour, 1984
    excisoides Alexander, 1933 *
    montana Curtis, 1834
    verberneae Mannheims & Theowald, 1959
pallidicosta pallidicosta Pierre, 1924
    pullata Savtshenko, 1960
riedeliana Mannheims, 1953
saccai Mannheims, 1950
sexspinosa Strobl, 1898
strobliana hemiptera Mannheims, 1953
    pyrenaei Theowald, 1968
    strobliana Mannheims, 1966
tchukchi Alexander, 1933
transbaicalica Alexander, 1933
(Lunatipula) adusta adusta Savtshenko, 1954
    lucistriata Mannheims & Savtshenko, 1967
  affinis Schummel, 1833
  alpina Loew, 1873
  bullata Loew, 1873
  circumdata Siebke, 1863
  fascingulata Mannheims, 1966
  limitata Schummel, 1833
  magnicauda Strobl, 1894
  pararecticornis Savtshenko & Theischinger, 1978
  recticornis Schummel, 1833
  trispinosa Lundström, 1907
(Lindnerina) bistilata Lundström, 1907
  subexcisa Lundström, 1907

Nephrotoma austriaca (Mannheims & Theowald, 1959)
  lundbecki (Nielsen, 1907)
  moravica Martinovský, 1971
  ramulifera Tjeder, 1955
  sardiniensis Oosterbroek, 1978
  tenuipes (Riedel, 1910)

Zusammenfassung

Die Verbreitung der 160 Tipuliden-Arten, die in den Gebirgen und den borealen Gebieten der Westpaläarktis vorkommen, wird beschrieben und analysiert. Folgende Schlüsse können gezogen werden:

Die europäischen Gebirge haben eine charakteristische westpaläarktische Tipulidenfauna, das boreale Gebiet der Westpaläarktis dagegen eine vorwiegend ostpaläarktische. In den zentralasiatischen Gebirgen kommen verhältnismäßig viele westpaläarktische Gebirgs-Tipuliden vor.

Eine Reihe Gebirgsarten hat die starke Vereisung der Saalezeit im italo-balkanischen Refugium überdauert und sich danach wieder über Europa ausgebreitet. Die Klimaschwankungen und damit zusammenhängende Veränderungen der Vegetation, die sich seit dem Saalien bis heute abspielten, haben das Areal abwechselnd vergrößert und ein-

geschränkt. Bei Einschränkungen des Areals wurden die Arten in isolierte Gebirge zurückgedrängt, wodurch die Artbildung gefördert wurde. Nach der Weichselzeit konnten nur relativ wenige Arten sich bis in die borealen Gebiete Europas ausbreiten.

Nach der Eemwarmzeit, vom Beginn des Weichselglazials an, breiteten sich ostpaläarktische Arten über die nordeurasiatischen Tundren- und Taiga-Gebiete allmählich bis in den Norden der Westpaläarktis aus. Im Hochweichselien wurde das geschlossene Tundrengebiet durch Eiskappen aufgeteilt, was die Artbildung förderte.

Die westpaläarktischen Arten, die heute in den zentralasiatischen Gebirgen vorkommen, haben dieses Gebiet nicht über die Gebirge von Türkei, Iran und Afghanistan erreicht, sondern über einen Gürtel von Nadelwäldern und Hochmooren, der sich zeitweilig von Osteuropa bis nach Zentralasien erstreckte.

Eine bekannte Disjunktion ist die Nord-Süd- oder boreo-alpine Disjunktion. Auffälliger ist aber die West-Ost-Disjunktion zwischen der europäischen und der zentralasiatischen Gebirgsfauna.

Summary

The distribution of the 160 Tipulidae occurring in the mountains and the boreal region of the western Palaearctic is presented and analysed.

The European mountains possess a Tipulidae fauna which mainly belongs to western Palaearctic species groups, whereas the fauna of the boreal region is mainly of eastern Palaearctic origin. Furthermore, the mountains of central Asia possess quite a number of European mountain species. It is concluded that most of the mountain species survived the severe Saale glaciation in the Italo-Balkanian refugium. In connection with changes in climate and vegetation the distribution areas increased and reduced several times from the Saale glaciation up till now. Reduction of the area led to survival in isolated mountain complexes which has stimulated speciation.

After the rather warm Eemien, at the beginning of the Weichsel glaciation, eastern Palaearctic species could increase their areas westward across tundra and taiga, up to the boreal region of the western Palaearctic. In the coldest times of the Weichsel glaciation speciation occurred by the fragmentation of the Eurasiatic tundra by icecaps.

After the Weichsel glaciation only a few central European species increased their areas northward to the boreal region of the western Palaearctic. A number of European mountain species became distributed in the central Asiatic mountains, most probably by way of a zone of coniferous forests and peat-moors which was in existence postglacially between eastern Europe and central Asia.

Well known is the north-south or boreo-alpine disjunction. Among Palaearctic Tipulidae there is also a very distinct and interesting west-east disjunction.

Literaturverzeichnis

Adams, C.G. (1981): An outline of Tertiary palaeogeography. — In: Greenwood, H.P.: The evolving earth. — British Museum (Natural History), Cambridge University Press.

Alexander, C.P. (1931): Crane-flies of the Baltic Amber. — Bernst.-Forschn. 2: 1—135.

Cockerell, T.D.A. (1921): Oligocene Insects from Gurnet Bay, Isle of Wight. — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 7: 453—480.

— & F.H. Haines (1921 a): Fossil Tipulidae from the Oligocene of the Isle of Wight. — Entomologist 54: 81—84.

— & — (1921 b): idem. — Entomologist 54: 109—112.

Frenzel, B. (1968): Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. — Steiner, Wiesbaden.

Gorodkov, K.B. (1977): The present status and observations concerning faunistic research on the Diptera in USSR. — In: Gorodkov, K.B. (Ed.): Systematics and Evolution of Diptera (Russisch). — AN SSSR, Leningrad.

Hammen, T. van der, G.C. Maarleveld, J.C. Vogel & W.H. Zagwijn (1967): Stratigraphy, climatic succession and radiocarbon dating of the last glacial in the Netherlands. — Geol. Mijnb. 45: 79.

—, T.A. Wijmstra & W.H. Zagwijn (1971): The floral record of the late cenozoic Europe. — In: Turekian, K.K. (Ed.): The late cenozoic glacial ages. — Yale University Press, New Haven & London.

Lindroth, C.H. (1960): Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten. — Verh. XI. int. int. Kongr. Ent., Wien, 1: 438—445.

Mannheims, B. (1951—1968): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.

Oosterbroek, P. (1978): The Western Palaearctic species of *Nephrotoma* Meigen, 1803, Part. 1. — Beaufortia 27: 1—137.

— (1979a): idem, Part 2. — Beaufortia 28: 57—511.

— (1979b): idem, Part 3. — Beaufortia 28: 157—203.

— (1979c): idem, Part 4. — Beaufortia 29: 129—197.

—, P., R. Schuckard & Br. Theowald (1976): Die *Nephrotoma*-Verbreitung in der Welt. — Bull. zool. Mus. Univ. Amsterdam 5: 111—123.

Savtshenko, E.N. (1961): Tipulidae (3. Teil). — Fauna SSSR N.S.79. — AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).

— (1964): Tipulidae (4. Teil). — Fauna SSSR N.S.89. — AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).

— (1967): Review of the crane-flies of the Tuva. — Annls zool. Warsz. 25: 317—365 (Russisch).

— (1972): A review of crane-flies of Altai Mountains. — Ent. Obozr. 51: 74—95 (Russisch).

— (1973): Tipulidae (5. Teil). — Fauna SSSR N.S.105. — AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).

— (1983): Tipulidae (1. und 2. Teil). — Fauna SSSR N.S.127. — AN SSSR, Moskau & Leningrad (Russisch).

Theowald, Br. (1973—1980): Tipulidae. — In: Lindner, E.: Die Fliegen der palaearktischen Region. — Schweizerbart, Stuttgart.

— & P. Oosterbroek (1980): Zur Zoogeographie der westpalaearktischen Tipuliden. I Die Tipuliden von Nordafrika. — Beaufortia 30: 179—192.

— & — (1981): idem. II Die Tipuliden der iberischen Halbinsel. — Beaufortia 31: 31—50.

—, C. Dufour & — (1982): idem. IV The Tipulidae of Corsica and Sardinia with a note on *Dolichopeza fuscipes* Bergroth. — Mitt. schweiz. ent. Ges. 55: 317—332.

— & — (1983): idem. III Die Tipuliden der europäischen Tiefebenen. — Bonn. zool. Beitr. 34: 371—394.

— & — (1984): idem. V Die italienischen Tipuliden. — Fragm. ent. 17:245—291.

Zagwijn, W.H. (1975): Variation in climate as shown by Pollen analysis, especially in the lower Pleistocene of Europe. — In: Wright, A.E., & F. Mosely (Eds): Ice ages: ancient and modern. — Seelhouse Press, Liverpool.

Dr. Theowald van Leeuwen und Dr. P. Oosterbroek, Afdeling Entomologie, Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Plantage Middenlaan 64, 1018 DH Amsterdam, Nederland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 221—224	Bonn, Mai 1985

Eine neue Zahnspinner-Art aus China, *Phalerodonta kiriakoffi* sp. n. (Lepidoptera, Notodontidae)[1]

von

Alexander Schintlmeister

Anläßlich eines kurzen Besuches im Zoologischen Museum Alexander Koenig in Bonn zur Durchsicht der orientalischen Lymantriidae konnte isch auch einen Blick in die Notodontiden der Ausbeuten H. Hönes aus China werfen. Dabei fiel eine mir unbekannte *Phalerodonta*-Art auf, die unter *Ph. manleyi* eingeordnet war. Die fraglichen Tiere wurden mir liebenswürdigerweise von Dr. D. Stüning ausgeliehen und konnten als bislang unbeschriebene Art erkannt werden. Ich widme diese Art dem unlängst verstorbenen Spezialisten für die Notodontidae, Prof. Dr. S. G. Kiriakoff.

Diagnose (Abb. 5, 6, 8)

Phalerodonta kiriakoffi sp. n. ist nächstverwandt mit *Ph. manleyi.* Sie unterscheidet sich äußerlich von letztgenannter Art durch die kräftige schwarze, scharf begrenzte Basalstrieme auf den Vorderflügeln, den Discoidalfleck im Mittelfeld (beim abgebildeten Holotypus besonders gut sichtbar) sowie eine unscharfe, nur leicht gewellte (bei *manleyi* deutlich gezähnte, zwischen den Adern konkav angelegte), durch schwarze Flecke gut markierte Submarginalbinden. Die Grundfarbe aller Flügel geht mehr ins schokoladenbraun, während bei *manleyi* die Färbung eher graubraun zu nennen ist. Der männliche Genitalapparat zeigt bei *kiriakoffi* einen massiveren Uncus, längere Gnathi und eine andere Form der Valven. Bemerkenswert ist der kleine Fortsatz an der Basis der Valvencosta, der sowohl bei *manleyi* als auch bei *bombycina* fehlt. Unterschiede finden sich auch am 8. Sternit.

Ph. albibasis ist mir in natura unbekannt geblieben, jedoch läßt sich die Art nach Zhu et al. (1979) (Raupe und Imago in Farbe abgebildet) und nach den Farbabbildungen in Cai (1973, 1982) beurteilen. Insbesondere ist das Basalfeld der Vorderflügel ohne schwarze Basalstrieme wie bei *kiriakoffi*; das Mittelfeld und die Costa der Vorderflügel sind charakteristisch weißlich. Der Vergleich der

---

[1] Notodontiden-Studien 5. — Notodontiden-Studien 4: Dt. Entom. Z., N. F. 32 (1985).

Abbildungen von Imago und Larve mit *Ph. manleyi* (die Raupe wird von Issiki et al. 1975 farbig illustriert) läßt die Zuordnung von *albibasis* zu *Phalerodonta* als berechtigt erscheinen.

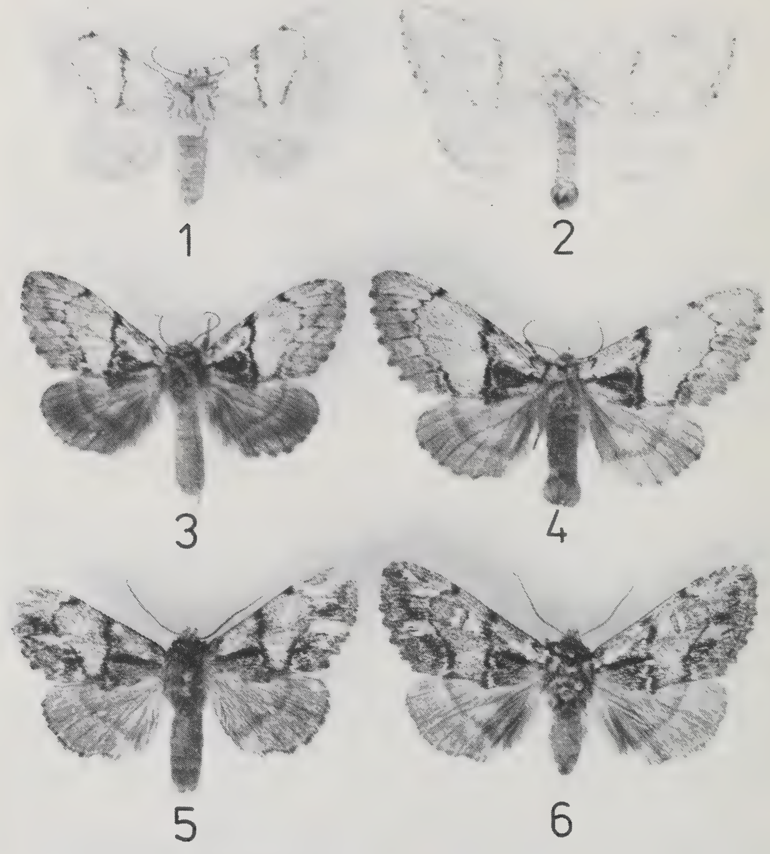


Abb. 1—6: (1) *Phalerodonta bombycina* (Oberthür), ♂, USSR, S. Primorye, „Kedrowaja Pad" bei Wladiwostock, 10.x.1974 leg. V. Kononenko; (2) *Phalerodonta bombycina* (Oberthür), ♀, USSR, S. Primorye, „Suputinski Zapovednik", 3.viii.1960; (3) *Phalerodonta manleyi* (Leech), ♂, Japan, N. Honshu, Akita Pref., Lake Tazawa-ko, 600 m, 3.x.1980 leg. A. Schintlmeister; (4) *Phalerodonta manleyi* (Leech), ♀, dito; (5) *Phalerodonta kirakoffi* sp. n., Paratypus, ♂, China, Li-Kiang, ca. 4000 m, Prov. Nord-Yunnan, 18.ix.1935 leg. H. Höne; (6) *Phalerodonta kiriakoffi* sp. n., Holotypus, ♂, dito, 2000 m, 6.ix.1935. Annähernd natürliche Größe.

Holotypus von *Ph. kiriakoffi*: ♂, (China) „Li-Kiang, ca. 2000 m, Prov. Nord-Yuennan, 6. 9. 1935, H. Höne" in coll. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Paratypen: 1 ♂, dito; 2 ♂, dito, aber 4000 m, 13. 9. und 22. 9. 1935.

Note zur Bionomie: *Ph. kiriakoffi* fliegt anscheinend univoltin im Herbst, ebenso wie *manleyi* und *albibasis* (Cai 1973).

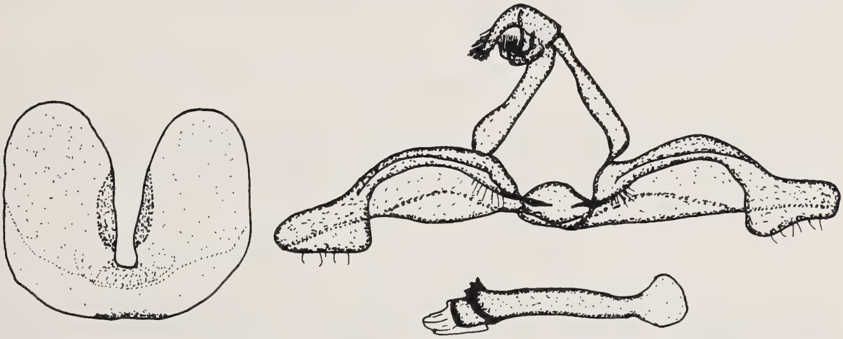


Abb. 7: Darstellung der männlichen Genitalarmaturen und des 8. Sternits von *Phalerodonta manleyi* (Leech), Japan, N. Honshu, Akita Pref., Lake Tazswa-ko, 600 m, 3.x.1980 leg. A. Schintlmeister.

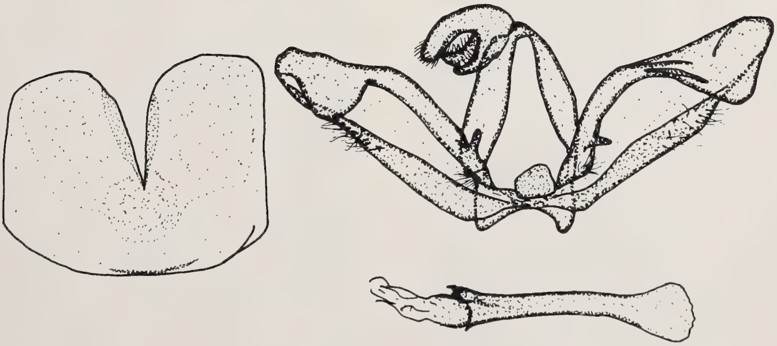


Abb. 8: Darstellung der männlichen Genitalarmaturen und des 8. Sternits von *Phalerodonta kiriakoffi* sp. n., Paratypus, China, Li-Kiang, ca. 2000 m, Prov. Nord-Yunnan, 6.ix.1935, leg. H. Höne.

Übersicht über die Gattung *Phalerodonta* Staudinger, 1892:

1. *bombycina* (Oberthür, 1880) — USSR (Primorye), Korea und China (Jiangsu; Kiriakoff 1967).
2. *manleyi* (Leech, 1888) — Japan, Korea.
3. *kiriakoffi* sp. n. — China (N. Yunnan).
4. *albibasis* (Chiang, 1935) — China (Shanxi, Shandong, Anhui, Jiangsu, Hubei, Sichuan, Zhejiang, Jiangxi; Cai 1973).

Das Taxon *albibasis* wurde von Kiriakoff (1967) als „species incertae sedis" zu *Ochrostigma* gestellt. Wie oben bereits erwähnt, gehört die Art aber nach Zeichnungsanlage der Imago und Raupe zu *Phalerodonta*.

Summary

Phalerodonta kiriakoffi sp. n. from North-Yunnan, China is described and illustrated. The new species resembles most *Ph. manleyi* (Leech). A review of the known species of *Phalerodonta* is given.

Literatur

Cai, R. Qu. (1973): Notodontidae, in Chu, H. F. (ed.), Nachtfalterlexikon. — Science Press, Beijing (in chinesisch).

— (1982): Notodontidae, in Iconographica Heterocerorum Sinicorum, Vol. 2. — Science Press, Beijing (in chinesisch).

Issiki, S., Ed. (1975): Early stages of Japanese moths in colour. Vol. 2. — Hoikushu Publ. Co., Osaka, 1969, repr. 1975 (in japanisch).

Kiriakoff, S. G. (1967): in Wytsman, Genera Insectorum, fasc. 217 (B) — Notodonidae. Genera Palaearctica. — Kraainem.

Zhu, H. F., Wan, L. Y. & Ch. L. Fang (1979): Atlas of moth larvae, 1. — Science Press, Beijing (in chinesisch).

Alexander Schintlmeister, Calberlastr. 3 130—17, DDR-8054 Dresden.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 1/2	S. 225—232	Bonn, Mai 1985

Buchbesprechungen

Hennig, Willi † (1982): *Phylogenetische Systematik.* Herausgegeben von Wolfgang Hennig. 246 S., 69 Abb. Pareys Studientexte Nr. 34. Parey, Berlin & Hamburg.

Mit seinem Buch „Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik" legte Willi Hennig 1950 eine ausführliche Darstellung der theoretischen Grundlagen und der anwendbaren Methoden dieser Disziplin vor, in der er heute als einer der bedeutendsten Repräsentanten anerkannt wird. Vorausgegangen waren Erörterungen zum gleichen Thema im ersten Band seiner „Larvenformen der Dipteren" (1948) und die Definition einer Reihe teils bekannter, teils neuer Termini („Zur Klärung einiger Begriffe der phylogenetischen Systematik", Forschungen und Fortschritte 25, 1949). Daß Hennig für seine neue Theorie zunächst wenig Interesse wecken konnte, ist vermutlich auf zwei Ursachen zurückzuführen: seine wohl wichtigste Erkenntnis, daß nicht jede Art von Ähnlichkeiten, sondern nur Übereinstimmungen in abgeleiteten Merkmalen (Synapomorphien) als Hinweise auf nähere Verwandtschaft verwertet werden können, kam noch nicht so deutlich zum Ausdruck, daß der Leser ihren Wert für die praktische Arbeit hätte erkennen können, vielleicht war der Verfasser selbst sich damals noch nicht ihrer vollen Tragweite bewußt; und die Veröffentlichung in deutscher Sprache stand einer Verbreitung außerhalb Mitteleuropas im Wege. Beide Hemmnisse wurden erst in den folgenden Jahren schrittweise abgebaut. In einer Reihe von Arbeiten zur Phylogenie der Insekten und der Dipteren entwickelte Hennig seine Theorie weiter, erleichterte die Diskussion durch die Einführung neuer Begriffe und machte seine Methodik durch Anwendung auf konkrete Fälle besser verständlich. Wichtig sind in diesem Zusammenhang vor allem die „Kritischen Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten" (1953, Beitr. Ent. 3 Sonderheft) und „Flügelgeäder und System der Dipteren" (1954, Beitr. Ent. 4). Damit erreichte er aber nur die Leser, die an den behandelten Objekten interessiert waren und theoretischen Erörterungen in deutscher Sprache folgen konnten. Eine weite Verbreitung und die gebührende Beachtung erfuhr Hennigs Theorie erst durch zwei englischsprachige Veröffentlichungen, die unter dem Titel „Phylogenetic systematics" 1965 als kurze Darstellung im „Annual Review of Entomology" und 1966 in Buchform in der Übersetzung von D. D. Davis und R. Zangerl erschienen. Das deutsche Manuskript, das der Übersetzung von 1966 zugrunde lag, wird in dem hier zu besprechenden Buch vom Sohn des Verfassers veröffentlicht. Es war 1960 im wesentlichen fertiggestellt, wurde aber erst spät im Nachlaß gefunden. Seine Herausgabe lange nach dem Erscheinen der englischen Fassung ist dadurch begründet, daß es als Original die Gedanken des Autors besser wiedergeben kann als jede noch so gute Übersetzung.

Die Gliederung des vorliegenden Buchs entspricht weitgehend der des älteren von 1950. Im Inhalt bestehen aber wesentliche Unterschiede, die die Herausgabe der neueren Fassung rechtfertigen, obwohl diese bei ihrem Erscheinen schon 20 Jahre alt war. Die Unterscheidung zwischen Symplesiomorphie und Synapomorphie — Begriffe, die Hennig 1953 einführte — wird jetzt betont, ihre Bedeutung für die phylogenetische Methodik klar herausgestellt. Dementsprechend sind vor allem zwei Kapitel völlig anders ausgefallen: „Die Regeln für die Wertung der morphologischen Einzelmerkmale als Indikatoren des phylogenetischen Verwandtschaftsgrades" und „Zusammenfassung der wichtigsten bisherigen Ergebnisse über die Taxonomie der höheren Gruppenkategorien". Der Vorschlag, den systematischen Rang einer Gruppe nach dem geologischen Alter zu bemessen, ebenfalls ein wichtiger Punkt in Hennigs Gedankengut, ist schon im Buch von 1950 enthalten und wurde bereits 1948 geäußert. Aber zur „Messung des absoluten Alters der taxonomischen Kategorien höherer Ordnung" wird in der älteren Fassung die biogeographische, in der neueren die paläontologische Methode stärker betont; diese findet sich in der Arbeit von 1954 besonders anschaulich erläutert.

So läßt ein Vergleich der beiden Ausgaben den Wandel erkennen, den Hennig in seinem Verständnis der phylogenetischen Prinzipien, ihrer Darstellung und der Gewichtung einzelner Gesichtspunkte und methodischer Möglichkeiten in den zehn Jahren zwischen der Abfassung des älteren und des jüngeren Manuskripts vollzog. In dieser Zeit konnte er die Entwicklung seiner Theorie der phylogenetischen Systematik weitgehend abschließen, das Buch ist daher geeignet, einen nahezu vollständigen Überblick über Hennigs Stellung zu diesem Thema zu geben, und ist jedem, der sich für Systematik und Phylogenese interessiert, zu empfehlen. In den folgenden 16 Jahren bis zu seinem Tod kam Hennig in seinen Arbeiten noch wiederholt auf grundsätzliche Fragen zur Methodik zurück, machte mit neuen Erläuterungen und Anwendungen manches noch verständlicher und führte den Begriff der „Stammgruppe" für die Einordnung von Fossilfunden ein. Wie auch der Herausgeber im Vorwort betont, empfiehlt es sich daher, einige dieser späteren Arbeiten ergänzend zu Rate zu ziehen, vor allem die „Stammesgeschichte der Insekten" in ihrer ursprünglichen Fassung (1969) oder in der durch Anmerkungen neuerer Autoren erweiterten englischen Übersetzung („Insect phylogeny", 1981, übersetzt und herausgegeben von A. C. Pont).

H. Ulrich (Bonn)

Möhn, E. (1984): *System und Phylogenie der Lebewesen.* Band 1: Physikalische, chemische und biologische Evolution. Prokaryonta Eukaryonta (bis Ctenophora). 884 S., 318 Tafeln, 1105 Abb. und 4 Textfiguren. Schweizerbart, Stuttgart.

Elektronenmikroskop und Biochemie vor allem haben in den vergangenen Jahren eine Fülle neuer, taxonomisch verwertbarer Erkenntnisse gebracht, die zu einer grundlegenden Revision zwingen. Änderungen ergeben sich auch aus der konsequenten Befolgung der von Hennig entwickelten Methode zur Rekonstruktion phylogenetischer Beziehungen, gleichgültig, in welcher Weise man sie in ein System umsetzt. Einer einheitlichen Betrachtung stand vor allem die Großgliederung der Organismen in Tiere, Pflanzen und Mikroorganismen entgegen. Diesen Mangel möchte das vorliegende Werk beheben. Zwar steht das Tierreich im Vordergrund, doch beginnt der vorliegende 1. Band der auf drei Bände geplanten Serie mit der Evolution des Universums und Hypothesen zur Entstehung lebender Organismen. Es behandelt ferner alle Prokaryonten, die einzelligen Eukaryonten, die Pilze und von den Metazoen die Plakozoen, Schwämme, Nesseltiere und Rippenquallen.

Das Buch vertritt den Standpunkt der evolutionären Systematik: Das System soll nicht nur die Kladogenese, sondern auch die Anagenese widerspiegeln. Ziel ist es vor allem, noch übliche polyphyletische Gruppierungen aufzulösen, wie etwa die Zoo- und Phytoflagellaten. Das Buch behandelt Taxa bis herab zur Kategorie der Ordnung.

Die Neugliederung ist zwar ungewohnt, erscheint aber gut begründet und auf das Notwendige beschränkt. Die Eukaryonten werden als Schwestergruppe der Cyanobionten aufgefaßt. Die Eukaryonten sind monophyletisch. Ausführlich wird die Symbionten-Theorie der Entstehung von Chloroplasten und Mitochondrien erörtert. Vollkommen neuartig werden die Protisten aufgeteilt. Bisher auf Tiere und Pflanzen verteilte Gruppen sind nun bunt gemischt, und die Bezeichnung „Tiere" (Animalia) wird auf die Metazoen beschränkt, als deren Schwestergruppe die Chromophytobionta angesehen werden. Zu ihnen werden unter anderem die Kieselalgen, Chrysophyzeen, Amöben, Schleimpilze und Braunalgen gerechnet.

Die Argumentation stützt sich auf eine umfassende Schilderung der Taxa und der Verteilung und Bedeutung von Schlüsselmerkmalen. Das Buch ist reich und sehr sorgfältig illustriert und übersichtlich gegliedert. Der Text ist gut verständlich, wenn auch die häufigen Wiederholungen von Fakten etwas stören. Das Literaturverzeichnis ist mit über 100 Seiten umfassend und verweist überwiegend auf Arbeiten aus den letzten zwanzig Jahren.

Wenn man bedenkt, wie viele gründliche und sorgfältige Überlegungen jede einzelne taxonomische Entscheidung erfordert und wie schwer es für einen einzelnen sein muß, einen Überblick über die Verteilung der morphologischen, biologischen und biochemischen Merkmale und ihrer Beziehungen zu gewinnen, kann man vielleicht die große und eigenständige Leistung in diesem Buch ermessen. Die Bewertung als „bahnbrechend" ist hier sicherlich nicht übertrieben.

Die beiden folgenden Bände sollen die übrigen Metazoen behandeln. Allerdings bilden die Wirbeltiere nur einen Anhang an Band 3 ebenso wie die Höheren Pflanzen. Das Gewicht des Werks liegt also, dem Arbeitsgebiet des Autors entsprechend, bei den wirbellosen Metazoen. Auf die Folgebände darf man gespannt sein. Selbst wenn sich die zahlreichen Änderungsvorschläge am System nicht oder nicht schnell durchsetzen werden, bildet das Buch eine breite und solide Diskussionsgrundlage. Es wird zur Klärung vieler aufgeworfener Fragen anregen.

J. Niethammer (Bonn)

Odening, K. (1984): *Antarktische Tierwelt. Einführung in die Biologie der Antarktis.* 159 S., 56 Farbtafeln und eine Reihe Schemazeichnungen. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin.

Der Autor war 1979/80 Leiter der ersten Biologengruppe der DDR, die im Rahmen des internationalen BIOMASS-Programms (Biological investigation of marine systems and stocks) Vögel und Robben auf den Südshetland-Inseln untersuchte. Er gibt eine ausgezeichnete und sehr informative Übersicht der antarktischen Tierwelt und ihrer Lebensbedingungen. Erforschungsgeschichte und Geographie des Kontinents und der zugehörigen Inseln, die Meeresfauna, vor allem die produktionsbiologisch bedeutenden Arten, die Vögel, Robben und Wale und schließlich die spärlichen Lebensgemeinschaften auf dem Lande werden anschaulich geschildert. In dem allgemein verständlichen Text ist ein umfangreiches Wissen verarbeitet über Bestandszahlen und Bestandsentwicklung, taxonomische Beziehungen der behandelten Arten, morphologische und biologische Besonderheiten, ihre Ernährungsweise, Fortpflanzung und Ethologie bis hin zu populationsbiologischen Daten wie Lebenserwartung von Jung- und geschlechtsreifen Altvögeln. Die wohltuend sachliche und inhaltsreiche Schilderung wird von schönen, instruktiven und eindrucksvollen farbigen Zeichnungen und Fotos illustriert. Zu wünschen wäre nur ein Verzeichnis der wichtigsten Literatur, das dem durch dies vorbildliche Sachbuch geweckten Interesse zu weiterer Nahrung verhelfen könnte. Ob man sich nur am Rande für die Tierwelt der Antarktis interessiert oder schon gründlicher informiert war: man wird sich nach der Lektüre in seinem Verständnis bereichert fühlen.

J. Niethammer (Bonn)

Steitz, E., & G. Stengel (1984): *Die Stämme und Klassen des Tierreichs.* Reihe: studium biologie. Herausgegeben von W. Nachtigall. X + 413 S., 3 Abb., 6 Tab. Verlag Chemie, Weinheim; Deerfield Beach, Florida; Basel.

Das Buch möchte die Tiere bis zu den Unterklassen oder Ordnungen herab behandeln und charakterisieren, wobei es auf Abbildungen verzichtet. Sein Ziel besteht vor allem darin, „das System der Tiere kompakt und ohne jede Gewichtung zu beschreiben". Nach seiner kurzen Einführung, die technische und grundlegende Fragen behandelt, folgen die Taxa mit Angaben zur Artenzahl, Lebensweise und Verbreitung und eine stets gleichartig gegliederte morphologisch-anatomische Beschreibung, Bemerkungen zu Fortpflanzung, Ontogenese und Stammesgeschichte sowie Gattungs- oder Artbeispiele. Worterklärungen wissenschaftlicher Namen, englische und veraltete Bezeichnungen findet man ebenfalls, weshalb dies Buch zum Nachschlagen sicherlich nützlich ist. Im übrigen eine reichlich konservative Übersicht, die ebensowenig die im Elektronenmikroskop entdeckten Sonderstrukturen der Sporozoen, die Bedeutung der Cubozoen bei den Cnidariern oder die Problematik der Verwandtschaft von Vögeln und Reptilien berücksichtigt. Laut Einleitung sind die Stämme und Klassen selbständige Bauplantypen, und dies Bauplandenken ist für das Buch bezeichnend. Nomenklaturfragen und Taxonomie werden in den „Grundlagen" vermischt. Falsch ist die Behauptung, Unterart, Rasse und Varietät seien dasselbe und würden ternär bezeichnet (S. 10). Die Fußnote erweckt den Eindruck, als hätten nur Art- und nicht auch Gattungsnamen Autor und Einführungsjahr. Die Zähne der Säugetiere werden nach dem Kriterium der Lage und nicht nach dem der speziellen Qualität homologisiert und sind für jenes Kriterium ein ausgesprochen schlechtes Beispiel (S. 11). Bei der Behandlung des Stetigkeitskriteriums werden mit dem Beispiel *Archaeopteryx* Organe und Organismen vermengt. Die Mundgliedmaßen der Insekten werden ebenfalls vor allem nach Lagekriterien homologisiert. Die Haustiere werden weiterhin mit eigenen Artnamen belegt, obwohl lange geklärt ist, daß in keinem Fall Artselbständigkeit gegenüber der freilebenden Ausgangsart erreicht wurde. Die Sammlung von Gattungs- oder Artnamen als Beispiele, nur zum Teil mit deutschen Namen, erscheint willkürlich und nicht immer treffend. So bei den Singvögeln: *Certhia* (warum nur Gattung, warum kein deutscher Name), gefolgt von *Sitta europaea* (Kleiber) (hier vertrüge der deutsche Name eine Spezifizierung), *Carduelis* (Zeisig) — wo bleibt der Stieglitz? — *Fringilla* (Finken), *Emberiza* (Ammer) — warum einmal Singular, einmal Plural? Auch sonst manche Ungereimtheit. So sind Milchleisten die embryonalen Anlagen der Milchdrüsen und nicht die Zitzenreihen (entgegen S. 351), Haare wachsen nicht unbegrenzt, Zygomaticum ist das Jochbein und nicht der Jochbogen, an dem das Praemaxillare nicht beteiligt ist. Das Squamosum ist zwar ein Deckknochen am Hirnschädel, gehört aber nicht zum Neurocranium. Augen fehlen bei den Insektenfressern nie, ihr Gebiß ist nicht homodont. Polyembryonie ist von Gürtel-, nicht von Faultieren bekannt, bei rezenten Nagern gibt es keine mit 3 Praemolaren in einem Kieferast oder vollständigem Fehlen von Molaren. Dies nur einige Beispiele. Was bleibt, ist eine gedrängte, zum Teil auch übersichtliche Beschreibung höherer Taxa, die eine erste, wenn auch nicht kritiklos verwendbare Orientierung gestattet.

J. Niethammer (Bonn)

Groves, R.H. & W.D.L. Ride (Eds) (1982): *Species at risk, research in Australia.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York; 216 S.

In diesem Buch sind 15 Vorträge abgedruckt, die anläßlich eines Symposiums 1981 in Canberra, Australien, gehalten worden sind. Thema der Vorträge sind bedrohte und seltene australische Pflanzen und Tiere. Das Buch beginnt mit einem erfrischend unvoreingenommenen Beitrag über linguistische und ethische Betrachtungen der Begriffe „bedroht" und „aussterben". Es folgen Übersichten über den Status australischer Pflanzen und Tiere, wobei ebenfalls die gebräuchliche Terminologie der „Red data books", z.B. der Begriff „endangered", durchaus kritisch hinterfragt wird. Es folgen 7 konkrete Fallstudien, von denen die über den seltenen Papagei *Neophema chrysogaster* und die über Isolation und genetische Variation bei Felsenkänguruhs der Gattung *Petrogale* genannt seien. Letztere Studie ist deshalb interessant, weil sie das natürliche Aussterben zweier „guter" Arten durch Hybridisation belegt. Die „Rettung" beider Arten wäre nur durch einen radikalen Abschuß in der derzeitigen Kontaktzone zu erreichen, was grundsätzliche ethische Probleme aufwirft. Weitere Beiträge über praktische Belange des Artenschutzes in Australien beschließen diesen Band, dessen Lektüre vor allem deshalb empfohlen werden kann, weil er reichlich Stoff zum Nachdenken über bei uns bereits etablierte Begriffe und Ansichten bietet.

R. Hutterer (Bonn)

Perfahl, J. (1983): *Wiedersehen mit Argos und andere Nachrichten über Hunde in der Antike.* 115 S., 8 Farbabb., 50 schw.-w. Abb. (Kulturgeschichte d. Antiken Welt, Band 15). Philipp v. Zabern, Mainz.

Im vorliegenden Buch hat J. Perfahl erstmals vollständig die Texte der griechischen und römischen Literatur herausgegeben, die sich mit dem Hund befassen.

Die Sammlung gliedert die Texte in drei Gruppen: Erstens in die überwiegend naturwissenschaftlich orientierten Geschichten, eine zweite Gruppe bilden Schilderungen sowie Grabinschriften unbekannter Autoren, und in einer dritten Gruppe sind Fabeln zusammengefaßt, in denen der Hund Akteur ist.

Die vor allem für den interessierten Laien zusammengestellte Dokumentation berichtet vor allem über fast wundersam anmutende Verhaltensweisen von Hunden, wie sie auch heute noch ab und zu beobachtet werden.

G. Nobis (Bonn)

Ashdown, R.R. & S. Done (1984): *Topographische Anatomie der Wiederkäuer.* Übersetzt von M. & B. Schnorr. 240 S., 647 farbige Abb. Ferdinand Enke, Stuttgart.

Die deutsche Ausgabe von „Anatomy of the Ruminants" ist im wesentlichen für Studenten der Veterinärmedizin und praktizierenden Tierärzte bestimmt. In einer Reihe von Farbfotografien werden wichtige Merkmale der topographischen Anatomie von Rind und Ziege an speziellen Präparaten gezeigt. In farbigen Begleitskizzen werden die einzelnen Strukturen in der Nomenklatur der „Nomina Anatomica Veterinaria" erläutert. Die schrittweise Präparation erfolgte vorwiegend an stehend fixierten Tieren nach allgemein üblichen Methoden. Dieses Verfahren erleichtert dem Praktiker die Orientierung am lebenden, stehenden Tier. Großes Format, gute Druckqualität und ein abwaschbarer Einband stellen beste Voraussetzungen dafür dar, daß dieser Atlas seinen Zweck erfüllt.

R. Hutterer (Bonn)

Müller, F. (1983): *Jagd + Hege Ausbildungsbuch III. Wildbiologische Informationen für den Jäger.* 2. Aufl. 196 S., zahlr. Abb. u. Tab.; ders. (1982): *Jagd + Hege Ausbildungsbuch V. Wildbiologische Informationen für den Jäger.* 192 S., zahlr. Abb. u. Tab.; ders. (1984): *Jagd + Hege Ausbildungsbuch VII. Wildbiologische Informationen für den Jäger.* 200 S., zahlr. Abb. u. Tab. Ferdinand Enke, Stuttgart.

Die zur Besprechung vorliegenden Bände enthalten jeweils 15 Art-Kurzmonographien von Säugern und Vögeln mit durchschnittlich 12 Seiten Umfang, einschließlich Abbildungen. Säuger und Vögel haben in den einzelnen Bänden einen unterschiedlichen Anteil an der Gesamtzahl der vorgestellten Tierarten; insgesamt überwiegen Vögel mit 30 Arten.

Die einzelnen Art-Monographien sind einheitlich nach folgenden Themenkomplexen gegliedert: Systematische Stellung der Art; Verbreitung; Beschreibung (Körpermaße, Gewicht); Typische Merkmale (vorwiegend äußere Merkmale); Alterskennzeichen (äußerliche sowie Merkmale des Schädels und Skeletts); Nachweismethoden, Bestandsermittlung; Lebensraum, Arealgröße; Fortpflanzung, Zuwachsrate; Altersklassenaufbau, Geschlechterverhältnis; Feinde, Verluste; Ernährung; Verhalten; Bejagung.

Außerdem sind für jede Art in der Jägersprache gebräuchliche Begriffe aufgeführt. Neben einer Verbreitungskarte für den europäischen Raum enthält jedes Art-Kapitel einige photographische SW-Abbildungen sowie mindestens 3 Seiten Strichzeichnungen des Autors. Hierauf finden sich überwiegend Darstellungen von Verhaltensweisen der jeweiligen Art mit ausführlichen textlichen Erläuterungen. Dank des zeichnerischen Könnens des Autors sind diese Darstellungen ansprechend und vermitteln die nötige Information besser, als dies mit Fotos möglich wäre.

Die wesentlichen Angaben zu den einzelnen Themenkomplexen sind kurz, aber möglichst umfassend aufgeführt. Hier wäre es jedoch sinnvoll gewesen, beim Anführen detaillierter Daten häufiger auch deren Quelle anzugeben, damit interessierte Leser die Möglichkeit haben, zur eingehenderen Information, so auch über methodische Fragen, auf die Originalveröffentlichungen zurückzugreifen.

Eine generelle kritische Anmerkung sei erlaubt, die jedoch nicht nur speziell die hier besprochenen Bücher betrifft, sondern eine Reihe von Neuerscheinungen, die der Rezensent in den letzten Jahren erhielt: redaktionelle Bearbeitung und Korrekturen erfolgen offenbar nicht immer mit der angebrachten Sorgfalt. Wie sollte man sonst erklären, daß z. B. im Band III der vorliegenden Reihe in den Abbildungslegenden zu Fotos von Jungfüchsen auf S. 77 und S. 81 zum Vergleich zwischen den gezeigten Jungtieren aufgefordert wird, mit dem Hinweis auf „geringe schwarze Färbung an den Läufen" des Jungfuchses (Foto S. 77), dessen Vorderläufe aber sehr deutlich so gefärbt sind, während man eine dunkle Beinfärbung bei den Jungfüchsen im Foto S. 81 kaum erkennen kann? Gleiches gilt für den Hinweis auf die „längere Lunte" der Jungtiere im letztgenannten Foto im Vergleich zum auf S. 77 abgebildeten Tier — dessen Schwanz ist gar nicht in voller Länge gezeigt, sondern zu einem guten Teil vom Bildrand abgeschnitten!

Trotz einiger solcher Einwände darf man gespannt auf die Fortsetzung dieser Reihe warten. Wenn sie in der vorliegenden Qualität weitergeführt wird (geplant sind insgesamt Kurzmonographien von 42 Säuger- und 108 Vogelarten), wird ein nützliches und verläßliches Nachschlagewerk vorliegen, das nicht nur für die schon im Titel angesprochenen Wildbiologen und Jäger von Interesse ist.

G. Peters (Bonn)

Brockmann, J. & W. Lantermann (1981): *Agaporniden.* 158 S. 49 Farbfotos, 4 Verbreitungskarten, 5 Zeichnungen, 5 Tabellen und 54 Vererbungsschemata. Eugen Ulmer, Stuttgart.

Die Papageien der Gattung *Agapornis* gehören mit ihren 6 (nach anderen Autoren 9) Arten zu den beliebtesten Käfig- und Volierenvögeln. Da einige Arten auch bereits seit langem in Menschenhand gezüchtet werden, haben sie auch schon eine Vielzahl an Farbmutationen hervorgebracht. So war es an der Zeit, wieder einmal den Wissensstand über die Mutationen und deren Erbgänge zusammenzutragen. Die beiden Autoren sind dazu geradewegs prädestiniert, da sie selbst schon seit langem Vögel dieser Gruppe züchten. So kann man durch den Text des ganzen Buches erkennen, daß er, von fachlich versierten Leuten verfaßt, sich sowohl an den Anfänger, als auch an den Fortgeschrittenen Leser wendet. Zu bemängeln ist allerdings, daß der theoretische Teil in vielen Punkten nicht konsequent durchdacht worden ist. So wäre es neueren Erkenntnissen zufolge auch besser gewesen, der Artenliste von Wolters (Die Vogelarten der Erde, Hamburg und Berlin 1975—1982) zu folgen und die vier Agaporniden mit weißem Augenring als eigenständige Arten zu bezeichnen. Die Begründung hierzu liefert der Text selbst auf S. 13! In diesem Zusammenhang muß auch die leider immer noch falsche Schreibweise der Artnamen kritisiert werden, denn es heißt richtig *A. personatus*, *A. canus*, *A. pullarius* und *A. swindernianus.* Falsch ist auch, „ungesättigte Fettsäuren" und „essentielle Aminosäuren" synonym zu gebrauchen. Weiter wird auch die Entstehung der verschiedenen Farbmutanten („pastellblau" dürfte eine Strukturveränderung sein, „gelb" oder „japan cherry" wird durch Melaninveränderungen hervorgerufen) auf zwar herkömmliche, aber dafür auch nicht richtige Weise vorgenommen. Es hätte dem Text auch besser getan, wenn die allgemeinen Grundlagen der Genetik (die Verdoppelung des genetischen Codes läuft *vor* Mitose und Meiose ab; der Gebrauch der Symbole ist gegen jede Regel; die Bezeichnung „gelb/blau" ist wohl eher richtig, da es kein Gen für „weiß" gibt, man im obigen Falle daher die *Gene* zu benennen hat!) sorgfältiger verarbeitet worden wären. Positiv ist die umfangreiche Literaturliste, die sich durch das Aufzählen wichtiger Einzelpublikationen aus Fachzeitschriften von vergleichbaren Werken hervorhebt. Danach aber versteht man nicht, daß kein einziges Werk über die Systematik (z. B. Peter's Checklist oder die Artenliste von Wolters) und keines über die Grundlagen der Genetik aufgeführt ist. Dies sollte bei weiteren Auflagen unbedingt nachgeholt werden, damit das Werk auch für den biologisch interessierten Leser brauchbar gemacht wird!

H. Claßen (Bonn)

Hoppe, D. (1981): *Amazonen.* 166 S., 38 Farbfotos, Eugen Ulmer, Stuttgart.

Das vorliegende Buch, das sich hauptsächlich an den Vogelhalter wendet, versucht die grundlegenden Kenntnisse um die Haltung und Zucht der verschiedenen Arten der Gattung *Amazona* zu vermitteln. Erfreulicherweise ist der Inhalt des Buches aber nicht auf diesen Themenkreis beschränkt, sondern umfaßt auch Angaben über das Freileben der Amazonenarten. Ebenso positiv ist das Kapitel über die Artenschutzbestimmungen, mit denen der Halter heute umgehen muß.

Im systematischen Teil des Buches werden die Arten einzeln vorgestellt. Hier sind Angaben über Freileben, Herkunft und gelungene Zuchterfolge nach Arten zusammengestellt. Dabei kommt es dem Inhalt des Buches zugute, daß der Autor nicht nur langjährige Erfahrung in Haltung und Zucht der verschiedenen Arten besitzt, sondern außerdem einige Reisen zu eigenen Freilandstudien unternommen hat.

Störend wirkt allerdings die Auffassung über die Systematik, wenn der Autor versucht, eine systematische Zuordnung der einzelnen Arten nach Zahlen und Buchstaben vorzunehmen. Zudem paßt der verwendete Ausdruck einer „numerischen Klassifizierung" überhaupt nicht, da dieser Terminus längst anderweitig besetzt ist. Weiter wäre es vorteilhafter gewesen, die Verbreitungskarten in ihrem geographisch-großräumigen Zusammenhang zu zeigen. Dennoch läßt die durchweg gute Qualität der Farbbilder, die getrennte Auflistung der wissenschaftlichen, deutschen und englischen Namen, sowie die umfangreiche, mit erfreulich vielen Aufsätzen aus Fachzeitschriften bestückte Literaturliste dieses Buch für den Halter und Züchter dieser Großpapageiengruppe unentbehrlich werden.

H. Claßen (Bonn)

Grahl, W. de (1979): *Der Graupapagei — Pflege, Zucht und Zähmung, eine Chronik aus 100 Jahren.* 3. (unveränderte) Auflage. 196 S., 24 z.T. farbige Abbildungen, 1 Karte. Eugen Ulmer, Stuttgart.

Der Graupapagei gehört zu den am meisten gehaltenen Großpapageien, so daß es gerechtfertigt erschien, ihm ein eigenes Buch zu widmen. Der Autor, bekannt durch weitere Papageienbücher, versucht dabei, die Erfahrungen der letzten 100 Jahre in der Haltung des Graupapageis zusammenfassend darzustellen. Einen breiten Raum nimmt demzufolge die Schilderung zahlloser Erlebnisse der verschiedenen Halter mit dem Graupapagei als Käfigvogel ein. Leider versäumt der Autor es hier, diese zu kommentieren. So vermißt man jegliche Quellenangabe. Auch hätte der Autor besser daran getan, die verschiedenen Textstellen durch eigenen Text angenehmer (= flüssiger) zu verbinden. So sieht es nur wie eine (wahllose) Aneinanderreihung von „Erfahrungen" aus, die zusammenhanglos nebeneinanderstehen. Ebenso wäre es besser gewesen, wenn der Autor klargestellt hätte, daß viele Hinweise (z.B. bei der Fütterung) heute nicht mehr gültig sein können. Erschwerend wirkt auch, daß oft die logische Reihenfolge des Textes durcheinander gerät (z.B. S. 25/26: Geschlechtsunterschiede). Auch werden manche Sachverhalte oft mehrfach an verschiedenen Stellen gebracht (z.B. Ernährung: S. 69 und S. 76). So erscheint es insgesamt, daß der Graupapagei zuwenig Material für eine Monographie hergibt, die 196 Seiten füllen soll.

H. Claßen (Bonn)

Hoppe, D. (1983): *Aras.* 176 S., 61 Farbfotos, Eugen Ulmer, Stuttgart.

Dieses Buch ist der Gruppe der Aras gewidmet, die seit langem schon das Interesse der Vogelhalter erregten. Der Autor, der bereits durch sein Amazonen-Buch im selben Verlag als Kenner von Großpapageien bekannt ist, wendet sich damit einer Papageiengruppe zu, der bislang keine Einzeldarstellung gewidmet war. Dabei vergißt er weder, Freilandbeobachtungen zusammenzustellen, noch den Hinweis auf den immer dringender werdenden Artenschutzgedanken unter Beachtung internationaler Artenschutz-Übereinkommen. Insgesamt allerdings ergibt sich ein äußerst unzusammenhängendes Bild, da die einzelnen Kapitel häufig wie nebeneinandergereiht wirken. Störend wirkt auch die Zergliederung vieler Sachverhalte. So hätte man z.B. die Entwicklungsgeschichte und die Systematik besser zusammengestellt, das Artenschutz-Übereinkommen eher im Kapitel „Haltung und Zucht" untergebracht, usw. Dagegen hebt die recht sorgsam ausgewählte Literaturliste dieses Buch wieder deutlich über das Niveau anderer Vogelliebhaberliteratur hinaus, obwohl zwei so wichtige Werke wie die Wolters'sche Artenliste (im Text zwar erwähnt) und die Monographie Hombergers in der Reihe Bonner Zoologischen Monographien (1980, Nr. 13) nicht aufgeführt sind. Dennoch kann das Buch als Einstieg in die dem Vogelliebhaber wohlbekannte Gruppe der Großpapageien betrachtet werden.

H. Claßen (Bonn)

Raethel, H.-S. (1980): *Wildtauben, Haltung, Pflege und Zucht.* 212 Seiten mit 38 Farbfotos und 2 Zeichnungen. Eugen Ulmer, Stuttgart.

Neben den Papageien ist die Ordnung der Tauben (Columbiformes) mit rund 300 Arten eine gut überschaubare Vogelgruppe, die wie die Papageien schon seit langem Einzug in die Volieren der Vogelhalter gefunden hat. Private Vogelhalter und Tiergärten halten aus dieser Gruppe rund 170 Arten und können hiervon z.T. Nachzuchten vorweisen. Demnach erstaunt es, wenn im Schrifttum nur sporadisch etwas über Tauben zu finden ist. Das vorliegende Buch hat es sich zur Aufgabe gemacht, diese Lücke im Wissen über die Tauben zu schließen. So ist dieses Buch auch für den Anfänger ebenso hilfreich wie für den Fortgeschrittenen, da es — allerdings nicht ganz so konsequent wie man es sich wünscht — bei jeder Artbeschreibung einen Größenvergleich angibt, dessen „Grundgerüst" die drei bekanntesten Taubenarten Haustaube, Lachtaube und Diamnanttaube bilden. Für den wissenschaftlich Interessierten sind bei jeder Gruppenbeschreibung in Kurzform die wichtigsten anatomischen Merkmale zusammengetragen, die die vertretene systematische Einteilung unterstreichen. Durch die Wahl unterschiedlicher Schrifttypen hätte man allerdings hier noch deutlicher die systematische Übersicht gestalten können (die wohl minimal durch den falschen Gebrauch des Begriffs „Unterfamilie" für z. B. Treronidae, S. 45, leidet). Doch entschädigten die durchweg guten Farbbilder und die zahllosen Literaturangaben, bei denen naturgemäß Abhandlungen aus dem Bereich Haltung und Zucht überwiegen, diesen minimalen Kritikpunkt, so daß man insgesamt jedem Taubeninteressierten dieses Werk nur empfehlen kann!

H. Claßen (Bonn)

Böhme, W., Herausgeber (1984): *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas.* Band 2/I: Echsen (Sauria) II (Lacertidae II: Lacerta). 416 Seiten, 47 Abb., 13 Tab. Aula-Verlag Wiesbaden.

Als mir Dr. W. Böhme vor einigen Jahren von seinem Projekt eines Handbuches der Amphibien und Reptilien Europas erzählte, erschien mir dieses gerade in Hinblick auf die Darstellung der Halsbandeidechsen als ein mutiges, um nicht zu sagen riskantes Unterfangen. Wie sollte man eine Gruppe und ihre einzelnen Arten taxonomisch „in den Griff" bekommen, über deren System es immer noch keine vertretbare Hypothese gibt? Jetzt, nach dem Studium des 1. Halbbandes, der einen Teil der Arten dieses „kritischen" Taxons zum Gegenstand hat, möchte ich nicht anstehen festzustellen, daß ich meine damaligen Zweifel in zweierlei Richtung wohltuend widerlegt finde: Durch die Dokumentation des Erreichten bedeuten die Monographien über die einzelnen Species einen großen Fortschritt in der europäischen Herpetologie, und zum anderen bieten sie nach ihrer ganzen Anlage und Diktion (Gliederung und Präsentation des Materials, Karten und Illustrationen, Literaturaufbereitung; kritische und sachkundige Bewertung der Daten und älterer Synopsien durch fast alle Autoren) vielfältige Ansatzpunkte für künftige ergänzende und vertiefende Untersuchungen der „Lacerten". Diese Ergebnisse der Monographiensammlung halte ich für besonders wertvoll, da man sich vergegenwärtigen muß, daß die Anzahl der regional tätigen Herpetologen in Europa in den letzten Jahrzehnten beträchtlich zugenommen hat. Gerade für sie ist das Werk ein wirkliches Handbuch; denn ihnen ist die umfängliche und verstreute ältere Literatur oft nur noch lückenhaft zugänglich, woraus erhebliche Schwierigkeiten bei der Ermittlung der Ausgangsposition für eigene Forschungen resultieren.

Herausgeber und Autoren haben allen Grund, mit ihrer Arbeit zufrieden zu sein. Und dem Aula-Verlag gebührt ein Wort des Dankes dafür, daß er das Anliegen der Verfasser und die Interessen der Benutzer durch eine in jeder Hinsicht gediegene Aufmachung des Bandes unterstützt hat.

Der Reigen der in der alten Sammelgattung *Lacerta* gebündelten Arten wird mit den Monographien über die „Grünen Halsbandeidechsen" *Lacerta agilis, schreiberi, strigata, trilineata* und *viridis* eröffnet, von denen nach dem derzeitigen Stand der Kenntnisse immerhin gesagt werden kann, daß sie eine Gruppe engverwandter Arten konstituieren. Die Bearbeitungen der ersten beiden und der letzten beiden Arten, verfaßt von W. Bischoff, A. Salvador, H.-K. Nettmann und Silke Rykena, lassen vor allem erkennen, wieviel Neues an Informationen in den allerletzten Jahren gerade über diese Species gewonnen wurde; im Falle von *L. strigata* (Autor I. S. Darewskij) sind die Lücken größer. Deutlich angesprochen ist eine wesentliche Aufgabe für die Zukunft: die Aufklärung der phylogenetischen Beziehungen zwischen *L. agilis* rsp. ihrer „westlichen Teilgruppe" und *L. schreiberi.*

Sehr zu begrüßen ist der wohlbegründete Standpunkt der Autoren W. Bischoff, M. Cheylan und W. Böhme, in *L. lepida* und *pater* distinkte Arten zu sehen. Nachteilig für das Verständnis der *Timon*-Gruppe ist der Ausschluß der Kanareneidechsen sowie von *L. princeps* aus der Darstellung im Handbuch (aufgrund der vorgenommenen Grenzziehung in Bd. I), die ja mit den Perleidechsen des öfteren in taxonomische Zusammenhänge gebracht wurden.

Die zweite Hälfte des Halbbandes ist den „Archaeolacerten" und den Arten der „Zootoca"-Gruppierung vorbehalten (insgesamt 12 Arten). Ihre Darstellung haben neben einigen der bereits genannten Autoren Walentina Orlova, W. Böhme, O. G. Dely, B. Schneider und B. Stugren übernommen. Das Datenmaterial über diese Formen ist ebenso sorgfältig aufbereitet worden wie für die großen Lacerten. Die vorzüglichen Areal- und Punktverbreitungskarten verlocken geradezu zu einer vergleichenden chorologischen Beurteilung, und es werden für jede Species die oft noch empfindlichen Kenntnislücken deutlich gemacht. Beeindruckend ist schließlich die Schilderung der Waldeidechse, in ökologischer und chorologischer Hinsicht eine phänomenale Ausnahmeerscheinung unter den Eidechsen. Sie ist nach wie vor eines der rätselhaftesten Wirbeltiere der Paläarktis.

Natürlich sind die Texte nicht frei von kleinen Mängeln: da und dort hätten sich noch einige stilistische Ungereimtheiten tilgen lassen. Vor dem Hintergrund der eindrucksvollen Gesamtleistung aber sind sie mehr als unbedeutend. Der glücklichen Hand des Herausgebers in der Wahl seiner Mitarbeiter, seinem organisatorischen Geschick und seiner enormen redaktionellen Leistung ist es zu verdanken, daß mit den ersten beiden Bänden ein Werk auf den Weg gebracht wurde, das neben den gegenwärtig parallel laufenden Handbuchunternehmungen über die anderen Wirbeltiergruppen in der europäischen Fauna qualitativ vollauf bestehen kann.

G. Peters (Berlin)

Novák, V., F. Hrozinka & B. Starý: *Atlas schädlicher Forstinsekten.* — F. Enke Verlag Stuttgart, 1982, 126 S., 115 Farbtafeln.

Die tschechischen Autoren legen mit diesem Werk einen großformatigen Atlas „der wichtigsten und häufigsten Forstinsekten" mit einer Beschreibung ihrer Morphologie, Biologie, Phänologie und geographischen Verbreitung vor. Die „Schadinsekten" — vornehmlich Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Homopteren — sind nach ihren Wirtspflanzen geordnet. Ein Register der behandelten Arten beschließt das Buch.

In künstlerisch eindrucksvollen Zeichnungen werden die Insekten in ihren Entwicklungsstadien bis zur Imago sowie anhand detaillierter Fraßbilder dargestellt. Die 1974 erschienene Erstauflage wurde von Karl Rack übersetzt, das Vorwort schrieb H. Butin, beide Hann. Münden.

Das Werk erhebt nicht den Anspruch auf ein Bestimmungsbuch; vielmehr ist es als anschauliche Ergänzung zu Lehrbüchern der Forstentomologie und für den praktischen Forstwirt im deutschsprachigen Raum gedacht. Diesen Zielen könnte es gerecht werden, gäbe es da nicht die Roten Listen über bedrohte Tierarten. Hier werden nämlich als „schädliche Forstinsekten" Arten aufgeführt, die in mehreren deutschsprachigen Ländern in ihrem Bestand gefährdet sind und damit dringend unseres Schutzes bedürfen. So ist z. B. *Lytta vesicatoria* (Col.: Meloidae) — die Käfer absolvieren ihren Reifungsfraß an Blättern der Esche (*Fraxinus excelsior*) — in der Roten Liste Österreichs (1983) als „potentiell gefährdet" und in derjenigen der Bundesrepublik Deutschland (4. Auflage 1984) als „gefährdeter Durchzügler" aufgeführt. Ein nennenswerter Schadfraß im Forst wurde aus unserem mitteleuropäischen Raum bisher nicht gemeldet (Sorauer: Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Band 5, 1954). Ebenso zählt der Kleine Pappelglasschwärmer (*Paranthene tabaniformis*) sowohl in der Roten Liste Österreichs als auch der Bundesrepublik zu den gefährdeten Arten. — Dem ökologisch interessierten Biologen zeigt dieses Buch auf erschreckende Weise, wie verantwortungslos Fachleute in Sachen Natur und Umwelt auch heute noch urteilen und Einfluß ausüben können.

H. Roer (Bonn)

Schmidt Nielsen, Ebbe & Gaden S. Robinson (1983): *Gost moth of southern South America* (*Lepidoptera: Hepialidae*). — Entomonograph, 4. Scandinavian Science Press, Copenhagen. — 192 S., 431 Abb., 8 Farbtaf. (zu beziehen durch Verlag E. J. Brill, Postfach 9000, 2300 PA Leiden, Holland).

Mit weltweit mehr als 500 Arten in annähernd 80 Gattungen sind die Wurzelbohrer (Hepialidae) die bei weitem erfolgreichste Familie in der Gruppe der stammesgeschichtlich sehr alten, homoneuren Lepidoteren. Unser Kenntnisstand, vor allem über die Biologie, Ökologie, Systematik und Phylogenie der meisten Arten ist jedoch nach wie vor lückenhaft. Insbesondere fehlt eine moderne Revision aller Gattungen der Hepialidae auf phylogenetischer Basis, an der jedoch von den Autoren der vorliegenden Monographie seit Jahren intensiv gearbeitet wird. Ein erster wichtiger Schritt auf diesem Wege ist die Bearbeitung der in vieler Hinsicht bemerkenswerten Wurzelbohrer-Fauna des südlichen Teils Argentiniens und Chiles.

Die 30 festgestellten Hepialiden-Arten dieser Region sind fast durchweg, mit nur einer Ausnahme, endemisch und bilden eine wichtige Komponente der dortigen Schmetterlingsfauna. In ihrem Vorkommen sind sie auf die *Nothofagus*- und *Araucaria*-Wälder sowie den Übergang zur patagonischen Steppe beschränkt. Einige Arten sind von großem wirtschaftlichen Interesse. So haben *Callipielus*-Larven bedeutenden Anteil an der in manchen Gebieten fast völligen Zerstörung der *Nothofagus antarctica*-Wälder, von *Dalaca pallens*, deren Larven an Graswurzeln leben, wurden stellenweise bis zu 2000 Raupen pro Quadratmeter Steppenboden gezählt.

Dem allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit vorangestellt ist eine Checkliste aller bekannten Gattungen und Arten der Hepialidae Amerikas südlich von Mexiko, die — obwohl von den Autoren selbst als vorläufig bezeichnet — wegen ihrer zahlreichen systematischen und taxonomischen Innovationen von besonderer Wichtigkeit ist. Es folgen ausführliche Kapitel über die Geschichte der Erforschung der Wurzelbohrer-Fauna, über Geologie, Klima und Vegetation der untersuchten Region, des weiteren über Biologie, Biotoppräferenz, Verbreitung und allgemeine Morphologie der aufgefundenen Hepialiden-Arten, alles durch eindrucksvolle Fotos, Diagramme und klare Zeichnungen illustriert. Das folgende Kapitel über die Phylogenie stellt in Form von ausführlich erläuterten und begründeten Kladogrammen die Verwandschaftsbeziehungen der Arten innerhalb der drei großen Gattungen *Dalaca*, *Callipielus* und *Parapielus* dar. Beziehungen der untersuchten Fauna zu der anderer Teilregionen der Erde werden erörtert.

Ein Bestimmungsschlüssel der Gattungen leitet über zum systematischen Teil, der für alle 30 Arten, von denen 11 (und 2 Gattungen) neu aufgestellt werden, ausführliche Beschreibungen, ergänzt durch Fotos und Zeichnungen diagnostisch wichtiger Strukturen, sowie Anmerkungen zur Biologie und Verbreitung bringt. Sehr gute Mikrofotos der männlichen und weiblichen Genitalien und der Fühler schließen sich an, auf 8 Tafeln werden die Imagines farbig dargestellt. Den Abschluß bilden Verbreitungskarten für alle Arten sowie ein ausführliches Literaturverzeichnis.

Alles in allem eine Publikation von hohem Niveau, die für zukünftige Bearbeitungen, auch anderer Lepidopteren-Gruppen, Maßstäbe setzt. Der Preis von umgerechnet etwa 80 DM ist auch angesichts der ausgezeichneten Druckqualität eher niedrig.

D. Stüning (Bonn)

Mahunka, S. (Herausgeber) (1981, 1983): *The fauña of the Hortobágy National Park, Vol. I und II.* 415 und 489 S., 167 und 100 Abb., Karte des Untersuchungsgebietes (in jedem Band doppelt). No. 1 und 2 der Reihe „Natural history of the national parks of Hungary" (leitender Herausgeber: Z. Kaszab). Akadémiai Kiadó (Verlag der Ungarischen Akademie der Wissenschaften), Budapest.

Im Rahmen eines Projekts des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums Budapest mit Unterstützung der Ungarischen Akademie der Wissenschaften, das sich die Erforschung von Fauna und Flora der Naturparks des Landes zum Ziel gesetzt hat, wurde die Tierwelt des Hortobágy-Nationalparks und benachbarter Naturschutzgebiete in der Puszta-Landschaft der Ungarischen Tiefebene in dreijähriger Sammel- und Beobachtungstätigkeit seit 1974 planmäßig erfaßt und durch Fachleute für die einzelnen systematischen Gruppen bearbeitet. Im vorliegenden zweibändigen Werk, an dem 83 Autoren, darunter 63 ungarische Wissenschaftler, beteiligt sind, werden die Ergebnisse der Untersuchung veröffentlicht, ein dritter Band ist der Flora des Parks vorbehalten.

Nach einführenden Abschnitten mit Erläuterungen zum Projekt und einer Beschreibung des 63 000 ha großen Untersuchungsgebiets, seiner Entstehung und seiner Pflanzengesellschaften werden in 93 Einzelbeiträgen parasitische Würmer aus Wirbeltieren, freilebenden Nematoden, Rotatorien, Oligochaeten, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten behandelt. Den Abschluß bildet ein alphabetisches Verzeichnis der supraspezifischen Taxa. Die Aufteilung des zoologischen Stoffs auf die Bände folgt nicht dem System, sondern ergab sich aus dem zeitlichen Ablauf der Bearbeitung; Beiträge über Helminthen, Milben, Teilgruppen der größeren Insektenordnungen und Wirbeltiere finden sich demzufolge jeweils in beiden Bänden.

In den meisten Einzelbearbeitungen sind die im Gebiet gefundenen Arten mit ihren Fundorten und -monaten und Angaben zu Verbreitung und Autökologie in systematischer Reihenfolge aufgeführt, in einigen Fällen ergänzt durch Auflistung nach Verbreitung, Lebensräumen oder Wirtsarten, in anderen durch Angaben zur Taxonomie; 69 neue Taxa (3 Gattungen, 64 Arten, 1 Unterart, 1 Varietät) werden beschrieben. Einige Beiträge weichen von diesem Schema ab und berichten über quantitative biozänologische oder Pupulationsuntersuchungen.

In der Einleitung zum zweiten Band wird auf Lücken der Erfassung hingewiesen, so fehlen Bearbeitungen für Schwämme, Coelenteraten, aquatische Anneliden und Plathelminthen, parasitische Würmer aus Insekten, Gastrotrichen und einige Arthropodengruppen, darunter artenreiche Gruppen der Milben, die Mehrzahl der primär flügellosen Insektenordnungen, Psocopteren, Phthirapteren und einige große Familien wie Ichneumoniden und Chironomiden. Auch für die bearbeiteten Gruppen wird eine Fortsetzung von Sammeltätigkeit und Auswertung sicher noch manche Erweiterung der Artenliste zur Folge haben. Insgesamt kommt die Erfassung aber der angestrebten Vollständigkeit trotz des weit gestreckten Rahmens und der Kürze der verfügbaren Zeit bemerkenswert nahe, und es ist den ungarischen Zoologen in Zusammenarbeit mit ausländischen Kollegen gelungen, eine Fülle von Wissen über die Fauna dieses Nationalparks zusammenzutragen, der so verschiedene schutzwürdige Lebensräume wie Salz- und Lößsteppe, Sumpfgebiete und Reste ehemaliger Galariewaldbestände umfaßt.

H. Ulrich (Bonn)

Neben den BONNER ZOOLOGISCHEN BEITRÄGEN gibt das Institut zwei weitere Serien heraus:

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Längere Arbeiten über ein in sich abgeschlossenes Thema, die einzeln in unregelmäßigen Abständen erscheinen und fortlaufend numeriert sind. Bestellungen sind an die Bibliothek des Instituts zu richten, die angegebenen Preise verstehen sich einschließlich Versandkosten. Folgende Monographien liegen vor:

1. Naumann, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). 1971, 190 S., DM 35,—
2. Ziswiler, V., H.R. Güttinger & H. Bregulla: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. Eisentraut, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. Herrlinger, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. Ulrich, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. Jost, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. Haffer, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—
8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Sacrabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—

MYOTIS. Mitteilungsblatt für Fledermauskundler

Mit der Übernahme der Fledermaus-Beringungszentrale für die Bundesrepublik Deutschland und Österreich wurde die Herausgabe eines Mitteilungsblattes aktuell, das neben Originalarbeiten Berichte über Forschungsergebnisse aus dem europäischen Raum, Informationen zum nationalen und internationalen Fledertierschutz und Übersichten über die neuere Literatur gibt. Die Zeitschrift erscheint in Jahresheften, deren Preis sich nach dem Umfang richtet; die Jahrgänge 18—19 und 21—22 sind zu Doppelheften zusammengefaßt. Lieferbar sind die Hefte 8 (1970), 9 (1971) und 11 (1973) bis 17 (1979) zum Preis von je 20 DM, Heft 18/19 (1980/81) zu 28 DM, Heft 20 (1982) zu 15 DM und Heft 21/22 (1983/84) zu 26 DM (Bezug nach Vorauszahlung). Bestellungen sind unter der Bezeichnung „MYOTIS" an das Institut zu richten.

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
2 5 198
LIBRARIES

Ergebnisse des 1. Symposiums „Herpetologia Canariensis"

36. Jahrgang 1985 Heft 3—4

Inhalt

Symposium „Herpetologia Canariensis" (W. Böhme & R. Hutterer) 233
Höllermann, P.: Beiträge zur Kenntnis des Mikro- und Bodenklimas der Kanarischen Inseln 237
Voggenreiter, V.: Ausgewählte Arealkarten von Pflanzen und Tieren der Insel Tenerife und ihre ökologisch-chorologische Interpretation 261
Schneider, H.: Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*) 277
Nettmann, H.-K. & S. Rykena: Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische *Tarentola*-Arten 287
Joger, U.: Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands 307
López-Jurado, L.F. & M. Báez: La variación de *Chalcides sexlineatus* en la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias) 315
Böhme, W., R. Hutterer & W. Bings: Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareidechsen (Reptilia: Sauria) 337
López-Jurado, L.F.: Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias) 355
Hutterer, R.: Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera 365
Groh, K.: Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda) 395
Bings, W.: Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung 417
Machado, A.: New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands) 429
—: Sinópsis de plan de recuperación del lagarto gigante del Hierro 471
Thorpe, R.S.: Body size, island size and variability in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia* 481

Fortsetzung auf Umschlagseite 3

Ausgegeben am 28. Oktober 1985

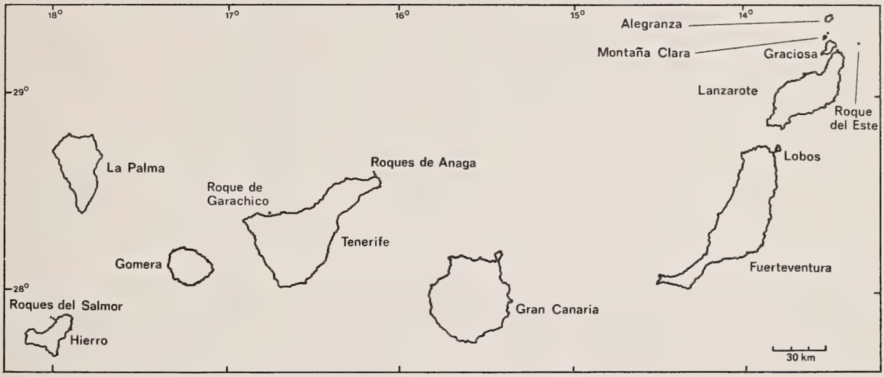
Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1. Manuskripte und Besprechungsexemplare neu erschienener Publikationen werden an die Schriftleitung erbeten. Verfasser erhalten 50 Sonderdrucke ihrer Aufsätze unberechnet und können weitere zum Selbstkostenpreis beziehen. Bei der Abfassung von Manuskripten sollte eines der letzten Hefte herangezogen werden.

Die Zeitschrift BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und dient der Veröffentlichung von Originalbeiträgen zur speziellen Zoologie einschließlich ihrer Teil- und Nachbargebiete, wie Systematik und Evolutionsforschung, Tiergeographie, vergleichende Anatomie und Physiologie, vergleichende Verhaltensforschung, Biologie und Ökologie. Mit Rücksicht auf die Sammlungen und Ziele des Museums werden Arbeiten über Wirbeltiere und Arthropoden bevorzugt angenommen.

Die Zeitschrift erscheint jährlich in 4 Heften, die zu Doppel- oder Dreifachheften zusammengefaßt sein können, zum Preis von 20,— DM je Heft bzw. 80,— DM je Jahrgang (einschließlich Versandspesen). Kauf oder Tausch durch: Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 233—235	Bonn, Oktober 1985

Symposium „Herpetologia Canariensis”



Vom 1.—3. November 1984 fand in den Räumen des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig in Bonn ein Symposium über die Herpetologie der Kanarischen Inseln statt. Teilnehmer aus der Bundesrepublik Deutschland, Spanien und Großbritannien referierten ihre neuen Forschungsergebnisse, die im vorliegenden Heft, zusammen mit einigen nachträglich eingesandten Manuskripten, abgedruckt sind. Dabei ging es nicht allein um rein wissenschaftliche Probleme, sondern auch um praktische Fragen des Naturschutzes, insbesondere der Herpetofauna.

Seit etwa zehn Jahren besteht ein wachsendes Interesse an der kanarischen Herpetofauna. Unser Wunsch war es, die an verschiedenen Orten in Europa und auf den Kanarischen Inseln durchgeführten Forschungsarbeiten zu koordinieren und für ihre Diskussion ein gemeinsames Forum zu schaffen. Daraus entstanden Pläne für ein Symposium, das schließlich 1984 verwirklicht werden konnte.

Daß wir Bonn und das Museum Koenig als Ort dieses ersten Symposiums vorschlugen, erscheint durch eine gewisse Tradition gerechtfertigt, die bereits den Museumsgründer Alexander Koenig mit den Inseln verband. Er bereiste im Jahre 1889 Teneriffa und La Palma, um dort Vögel zu beobachten und zu sammeln. Die Ausbeute, die neben Vertretern anderer Tiergruppen auch Amphibien und Reptilien einschloß, wird in seinem Museum aufbewahrt: die wissenschaftlichen Ergebnisse legte er in einer umfangreichen Schrift „Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den canarischen Inseln” (in Cabanis J. Orn., 1890) nieder, in der er einige neue, auch heute noch anerkannte Vogelformen beschrieb. Von seinen Zeitgenossen wurden auch mehrere kanarische Taxa nach ihm benannt.

Ein weiterer Grund war für uns der herpetologische Arbeitskreis am Museum Koenig, der 1975 einen folgenreichen Impuls liefern konnte: dank der privaten Initiative eines Bonner Mitarbeiters konnte der Nachweis erbracht werden, daß die bereits für ausgestorben erklärte Rieseneidechse von Hierro (*Gallotia simonyi*) noch in einer kleinen Restpopulation existiert. Diese Entdeckung, die zu wenig erfolgreichen Schutzbemühungen unsererseits geführt hatte, regte auf spanischer bzw. kanarischer Seite so viel Aktivität an, daß daraus inzwischen ein offizielles spanisches und internationales Artenschutzprojekt geworden ist. Seine Diskussion nahm während des Symposiums in Bonn entsprechend breiten Raum ein. Nicht zuletzt deshalb war es uns hochwillkommen, daß in Bonn auch Kollegen arbeiten, die auf die Geographie und Botanik der Kanarischen Inseln spezialisiert sind, und die bereit waren, einleitende Beiträge zu Mikroklima und Vegetation, also zu abiotischen und biotischen Rahmenbedingungen der Herpetofauna, zu verfassen.

Wir danken allen Teilnehmern und Autoren, die durch ihren Besuch und ihre Beiträge ermöglicht haben, hier einen aktuellen Überblick der herpetologischen Kanarenforschung vorzulegen. Zum Gelingen des Symposiums haben aber auch der persönliche Einsatz unserer Mitarbeiterin Ursula Bott und unseres Kollegen Klaus Busse beigetragen. Dr. Busse und Dr. Gustav Peters übernahmen freundlicherweise auch die Übersetzung bzw. Korrektur eines Teils der fremdsprachigen Zusammenfassung.

Dem Leser wird bei der Lektüre deutlich werden, daß die Erforschung der kanarischen Herpetofauna noch lange nicht abgeschlossen ist und über die Faszination der Tiergruppe hinaus allgemeine Probleme der Artbildung, Evolution und Ökologie auf Inseln stellt, die denen anderer vulkanisch-ozeanischer Archipele gleichen. Die Kanarischen Inseln und mit ihnen die gesamten Makaronesischen Inseln können somit als ein „Klein-Galapagos" vor den Toren Europas angesehen werden, das unser Interesse und besonderen Schutz verdient.

Teilnehmer des Symposiums „Herpetologia Canariensis" im Museum Alexander Koenig am 3. November 1984. Photo W. Bischoff

This issue contains a series of papers presented at the first symposium „Herpetologia Canariensis" held at Bonn, 1—3 November 1984. The aim of the symposium was to improve contact between researchers from different countries and to stimulate coordination of current projects in this field, also with regard to nature conservation. The proceedings of this symposium include original information on most recent and some fossil reptiles and amphibians of the Canary Islands; data on microclimate and vegetation are also given. We are very grateful to the participants for their contributions, and to all persons who helped to organize the symposium and to prepare this issue for publication.

Esta publicación contiene una serie de contribuciones presentadas al primer simposio „Herpetologia Canariensis" sostenido en Bonn del 1 al 3 de Noviembre de 1984. La finalidad de este encuentro era mejorar el contacto entre los investigadores de diferentes países y estimular la coordinación de los proyectos actuales en este campo. Otra meta fundamental es la de contribuir al la conservación de la naturaleza. Los anales de este simposio contienen informaciones originales acerca de reptiles y anfibios tanto fósiles como recientes de las Islas Canarias; también se incluyen datos sobre microclima y vegetación. Agradecemos a los participantes por sus contribuciones como también a todas las personas que ayudaron a organizar el simposio y a preparar esta publicación.

Wolfgang Böhme & Rainer Hutterer

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 237—260	Bonn, Oktober 1985

Beiträge zur Kenntnis des Mikro- und Bodenklimas der Kanarischen Inseln

von

Peter Höllermann

Einleitung

Klimaelemente gehören zu den grundlegenden ökologischen Umweltfaktoren abiotischer Art. Sind doch die wesentlichen biochemischen Grundprozesse in den Ökosystemen an Strahlungsenergie, Wärme und eine hinreichende Wasserverfügbarkeit gebunden. Zur Kennzeichnung der klimaökologischen Bedingungen bedient man sich in der Regel großklimatischer Mittel- und Schwellenwerte, wie sie aus dem langfristigen Beobachtungsmaterial meteorologischer Stationen unter genormten Meßbedingungen gewonnen werden.

Sehr beliebt zur Veranschaulichung des Großklimas und seiner raum-zeitlichen Differenzierung sind die ombrothermischen Klimadiagramme nach dem Verfahren von H. Walter (1955), die — nicht ganz unumstritten — den ökologisch bedeutsamen Jahresgang von Humidität bzw. Aridität zum Ausdruck bringen sollen. H. Walter (1977, S. 37) spricht geradezu von „ökologischen Klimadiagrammen". Für den makaronesischen Bereich hat letzthin F. Kämmer (1982) eine umfangreiche Sammlung solcher Klimadiagramme als Grundlage einer biogeographischen Bestandsaufnahme geliefert (vgl. auch F. Kämmer 1974).

Abb. 1 vermittelt eine Vorstellung von den Grundzügen der dreidimensionalen Differenzierung des Makroklimas, der Vegetation und des Wasserhaushaltes im Bereich des Kanarischen Archipels. Alle Klimadiagramme veranschaulichen Varianten des subtropischen Winterregentypus mit zumeist sehr ausgeprägter sommerlicher Trockenzeit. Bei näherer Betrachtung zeigt sich eine Zunahme der Humidität und somit eine Verbesserung des Wasserhaushaltes von den niedrigen afrikanahen Ostinseln zu den festlandferneren und höheren Westinseln. Auf den Hauptinseln wird zudem der Unterschied der humideren Luvseite in nördlichen Auslagen und der arideren Leeseite in südwärtiger Exposition deutlich, darüber hinaus eine ausgeprägte klimatische Höhenstufung mit einem Gürtel maximaler Humidität in mittleren Höhenlagen um rund 1000 Meter. Detaillierte Darstellungen des Großklimas finden sich u. a. bei I. Font Tullot (1959), A. Huetz de Lemps (1969), D. Fernandopullé (1976) oder P. Höllermann (1982). Schon vom Makroklima her erweisen sich also vor allem die gebirgigen Hauptinseln als Bühne für eine reichhaltige dreidimensionale ökologische Differenzierung, die in einer entsprechenden Gliederung der Höhenstufen von Vegetation, Böden und Landnutzung zum Ausdruck kommt. J. Matznetter (1968) sprach in diesem Zusammenhang von „reliefbedingten Klimatypen". Der hypsometrische Wandel stellt sich auf der feuchteren Luvseite wieder anders dar als auf der trockeneren leewärtigen Abdachung.

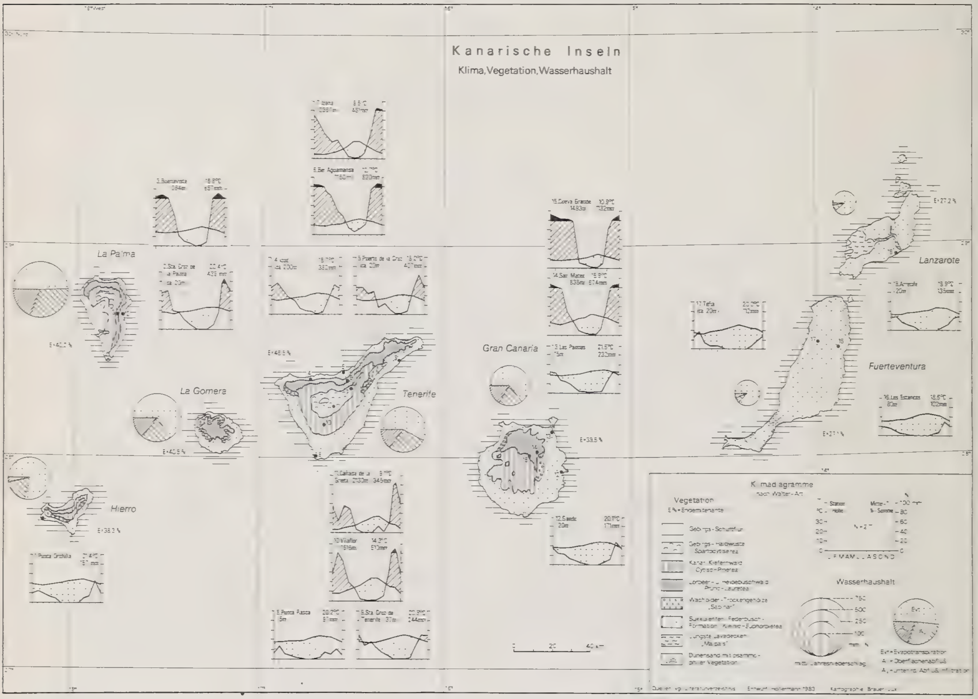

Kanarische Inseln
Klima, Vegetation, Wasserhaushalt
La Palma
La Gomera
Tenerife
Hierro
Gran Canaria
Lanzarote
Fuerteventura
Vegetation
Wasserhaushalt

Abb. 1: Kanarische Inseln — Klima, Vegetation, Wasserhaushalt.

Zur näheren Charakterisierung der Lebensbedingungen sind die makroklimatischen Daten freilich nur von begrenztem Wert. Nicht das unter genormten Standardbedingungen gemessene und über längere Perioden gemittelte Großklima, sondern die konkreten Gegebenheiten innerhalb der einzelnen Biotope sind von unmittelbarer Bedeutung für die Lebewesen. Für kleine und junge Organismen sowie für die Reproduktionsbedingungen ist das Klima der bodennahen Luftschicht (R. Geiger 1961) bzw. das Mikroklima grundlegend für die abiotischen Lebensbedingungen. Dieses Mikroklima nahe der Bodenoberfläche weicht durch Einflüsse des jeweiligen Substrates, der Bodenbedeckung und des Kleinreliefs vom Makroklima ab und kann entsprechend der Vielzahl von Einflußfaktoren schon auf kleinem und kleinsten Raum erhebliche Unterschiede aufweisen. Dadurch entzieht sich das Mikroklima einer standardisierten Erfassung.

Das Mikroklima der bodennahen Luftschicht steht in enger Wechselbeziehung zum Bodenklima, das im Ökosystem-Zusammenhang u. a. für die mikrobiologischen Prozesse und die Remineralisierung organischer Substanz, für die Mobilisierung mineralischer Nährstoffe, die Wurzeltätigkeit und Keimungsbedingungen sowie für den Bodenwasserhaushalt bedeutsam ist.

Der Verfasser hat seit mehr als 10 Jahren und zu allen Jahreszeiten Messungen des Mikro- und Bodenklimas an ausgewählten Stellen der Inseln Tenerife, Fuerteventura und Lanzarote durchgeführt, allerdings mehr unter geomorphologischen und geoökologischen als unter bioökologischen Aspekten. Die zahlreichen Einzeldaten konnten bislang zum ersten Teil aufbereitet und publiziert werden (vgl. u. a. P. Höllermann 1978, 1980, 1981, 1982). Im Rahmen des vorliegenden Beitrages können nur Einzelbeispiele für die raum-zeitliche Differenzierung des Mikro- und Bodenklimas in ausgewählten Biotopen bzw. Oro-Biomen behandelt werden. Um zum einen der Thematik des Symposiums weitmöglichst zu entsprechen, zum anderen eine Stoffüberlastung zu vermeiden, wurden als Beispiele die Halbwüstengebiete der Fußstufe nahe dem Meer sowie die semiaride Gebirgsstufe der Hochlagen jeweils mit relativ offenen Pflanzenformationen ausgewählt. Daten aus der Waldstufe finden sich bei P. Höllermann (1978, 1981 und 1982).

Das Mikro- und Bodenklima in den Halbwüstengebieten der Fußstufe

Die Halbwüstengebiete der Fußstufe sind auf den niedrigen Ostinseln (Purpurarien) weit verbreitet, treten aber auch an der südlichen Peripherie der Hauptinseln Gran Canaria (z. B. um Maspalomas) und Tenerife (z. B. um El Medano) auf (Abb. 1). Die Grenze gegen die Kleinio-Euphorbietea-Bestände mit etwas höheren Humiditätsansprüchen ist nicht scharf durch eine bestimmte Höhenlinie festzulegen, sondern hängt in hohem Maße vom Substrat und auch von der Landnutzung ab.

Der Deckungsgrad der schütteren Strauch- und Halbstrauchvegetation der Halbwüste mit vielen nordafrikanischen Verwandtschaftsbeziehungen beträgt oft nur 15—20 %, so daß weithin der unbewachsene Untergrund direkt der Sonnenstrahlung ausgesetzt ist. Im sandigen Küstensaum und Dünenareal sind Halophyten wie *Traganum moquinii, Zygophyllum fontanesii* und Arten der Gattungen *Atriplex*, *Salsola* und *Suaeda* weitverbreitet. Sonst wird die Halbwüste vom xerophytischen Dornlattich (*Launaea arborescens*) und seinen Begleitern (darunter mehrere Lokalendemiten) beherrscht. Vielerorts hat die Ziegenbeweidung zu einer weiteren Auflockerung der Pflanzendecke und Freistellung des Untergrundes geführt. Wo die Sanddrift durch Passat und auflandige Seewinde weit landeinwärts reicht, können sich auch Wanderdünen und Sandfelder mit psammophiler Vegetation entwickeln (u. a. *Euphorbia paralias, Cakile maritima, Polycarpaea nivea, Cyperus kalli*, annuelle Gräser). Näheres zur Vegetation der Halbwüstengebiete ist bei D. und Z. Bramwell (1974) oder bei G. Kunkel (1977, 1980) nachzulesen.

Makroklimatisches Material auf der Basis einer längeren Beobachtungsperiode steht nur für wenige Stationen zur Verfügung (z. B. Arrecife und Flughafen Guasimeta, Lanzarote; Los Estancos und Tefia, Fuerteventura; El Medano-Confital und Flughafen Reina Sofia, Tenerife). Die küstennahen Stationen weisen Monatsmittel der Lufttemperatur zwischen 17 und 24 °C bei einem mittleren Jahresniederschlag um 100 mm und einem Jahresmittel der relativen Luftfeuchte nahe 80 % auf.

Die Sonnenstrahlung als energetische Grundlage sowohl für das Makro- als auch für das Mikro- und Bodenklima erreicht im küstennahen Lanzarote bei der Sonnenscheindauer rund 70 % und bei der Globalstrahlung 62 % der theoretischen, bei völliger Wolkenfreiheit und am Außenrand der Atmosphäre gegebenen Werte (Tab. 1). M. Ríos Navarro (1982) teilt für den Flughafen von Lanzarote zwar etwas geringere Werte der Globalstrahlung mit (entsprechend 57 % des theoretischen Wertes), doch erscheinen die in Tab. 1 angeführten Daten nach eigenen Erfahrungen und Messungen als realistischer. Jedenfalls ist die Intensität der Einstrahlung an der Erdoberfläche im meernahen Halbwüstengebiet deutlich geringer als im Höhenklima der Hauptinseln, z. B. in den Cañadas auf Tenerife. Die größere Mächtigkeit der Lufthülle in der meernahen Fußstufe, der höhere Wasserdampf- und Staubgehalt und die häufigere Bewölkung führen neben einer gesteigerten Absorption zu einer stärkeren Streuung und Diffusion der Sonnenstrahlung, so daß der in den Hochlagen recht unbedeutende Anteil der diffusen Strahlung an der Globalstrahlung im küstennahen Halbwüstengebiet selbst bei wolkenfreiem Himmel meist zwischen 25—30 % beträgt. Nur im Winter und Frühjahr wurden ganz vereinzelt diffuse Strahlungsanteile von nur 15—20 % gemessen. Bei stärkerer Lufttrübung durch Sahara-Flugstaub kann die diffuse Strahlung auf 50 % anwachsen. Die direkte Einstrahlung auf den Boden ist jedenfalls merklich geringer als in den Hochlagen der Hauptinseln.

Tab. 1: Theoretische und tatsächliche Sonnenscheindauer und Globalstrahlung im Halbwüstengebiet von Lanzarote (Flughafen). Theoretische Sonnenscheindauer (ohne Bewölkung und Horizonteinengung) und theoretische Globalstrahlung (auf horizontaler Fläche für Außenrand der Atmosphäre) nach A. Muhlia und A. Chávez (1980), tatsächliche Sonnenscheindauer und Globalstrahlung für Flughafen Guasimeta nach A. Diaz Gutierrez (1983).

	J	F	M	A	M	Jn	Jl	A	S	O	N	D	
Theoret. SD für 29 °N	10.4	11.0	11.8	12.7	13.4	13.8	13.7	13.1	12.2	11.4	10.6	10.2	h/d
SD Flughafen 20m, 28 °57'N	6.6	7.6	8.2	8.8	9.7	10.3	10.1	9.8	8.8	8.1	6.5	6.4	h/d
Theoret. GS für 29 °N	22.0	26.7	32.2	37.2	40.1	41.2	40.6	38.3	34.2	28.7	23.4	20.7	MJ/m²d
GS Flughafen Guasimeta	12.8	16.5	20.1	23.1	25.4	26.5	25.9	24.6	21.1	17.9	12.7	11.9	MJ/m²d

Die Bodenoberfläche als eigentliche Energieumsatzfläche erwärmt sich durch die Einstrahlung je nach ihrer Beschaffenheit in unterschiedlichem Maße. Selbstverständlich schränken Beschattung und Bodenfeuchtigkeit die Erwärmung ein. Für den Energieumsatz der bestrahlten Oberflächen ist deren Reflektionsvermögen, die sog. „Albedo" wichtig, da dunkle und rauhe Oberflächen mit geringer Albedo mehr Strahlung absorbieren und sich stärker erhitzen können als helle und glatte Oberflächen mit großer Albedo. Tab. 2 weist erhebliche Albedounterschiede aus, die von 6—9 % bei dunklen Basalt-Lapilli bis zu 49—54 % bei hellen biogenen Kalksanden reichen. Die Albedowerte der Halbwüstenpflanzen liegen um 15 %. Meßtechnisch bleibt anzumerken, daß die Albedomessungen fehlerhaft sein mögen, da das dafür benutzte LI-COR Pyranometer LI-200 S bei Farbabweichungen vom normalen Sonnenlicht nicht mehr exakt registriert.

Erwartungsgemäß hängen die Maximaltemperaturen an der Bodenoberfläche in hohem Maße von der Materialbeschaffenheit ab. Bei Vergleichsmessungen der Luft- und Oberflächentemperaturen von Sand- und Lapillifeldern bei Famara-La Caleta in Nord-Lanzarote in der Periode vom 7. bis 31. Juli 1984 erreichte die dunkle Lapillioberfläche mittlere Tagesmaxima von 56,2° gegenüber 52,6° der helleren Sandoberfläche. Damit waren diese Oberflächen um 27—31° wärmer als die Luft in 150 cm Höhe (mittleres Tagesmaximum 25,2°). Als absolutes Maximum dunkler Lapillioberflächen wurde bei völliger Windstille 66,6° registriert. Entsprechende Messungen vom 9. bis 29. Juli 1979 in Nordost-Fuerteventura ergaben für helle biogene Kalksande (Albedo um 50 %) lediglich mittlere Maxima der Oberflächen von 42,1° und ein absolutes Maximum von 46,8° (Abb.2 und Tab. 4).

Tab. 2: Albedowerte verschiedener Oberflächen auf den Kanaren. — (Reflektion in % der auftreffenden Globalstrahlung, gemessen mit LI-COR Pyranometer LI-200 S).

Basaltfels	10—14 %	dunkelbrauner Feinboden	14—20 %
Basalt-Lapilli	6— 9 %	hellbrauner Feinboden	20—29 %
dunkler Lavasand	7—15 %	heller Boden mit Bruchstücken von Kalkkruste	29—34 %
grauer Sand	16—19 %	gelbbrauner Bims	20—28 %
heller Kalksand	49—54 %	Kalkkrusten	26—50 %
alle Oberflächen im trockenen Zustand			

Albedowerte von Pflanzen des Halbwüstengebietes:	
Traganum moquinii	14—17 %
Zygophyllum fontanesii	15—17 %
Launaea arborescens	
grün	16—20 %
abgestorben-grau	14—16 %
Polycarpaea sp.	15—20 %
Tamarix gallica	15,5 %
Mesembryanthemum sp.	13 %

Festes Gestein — auch dunkler Basaltfels — erreicht wegen des besseren Wärmeleitvermögens nur geringere Oberflächenmaxima als dunkles Lockermaterial. Bei unseren spätsommerlichen Messungen wurden Maxima von 50—52° nicht überschritten (Basalte auf Tenerife und Fuerteventura, vgl. auch L. Hempel 1980).

Im Buschschatten liegt die Oberflächentemperatur gewöhnlich nur 1,5—2° über der Lufttemperatur, so daß sich im Sommer gegen Mittag zwischen schattigen und besonnten Oberflächen auf kurze Distanz Unterschiede von 25—35° ergeben können. Neben Substrat, Albedo, Bewuchs und Bodenfeuchte nehmen natürlich auch Windstärke, Exposition und Hangneigung Einfluß auf die Oberflächentemperaturen, wodurch die kleinräumige mikroklimatische Differenzierung noch weiter verstärkt wird. Die Beziehung der maximalen Oberflächentemperaturen dunkler Lapilli zur Windgeschwindigkeit (gemessen in 2 m Höhe) wird aus der folgenden Meßserie (Juli 1984, Nord-Lanzarote) deutlich: 9.0 m/s = 47.1°, 7.2 m/s = 49.3°, 5.2 m/s = 55.9°, 3.8 m/s = 58.2°, 2.5 m/s = 60.8°, 2.0 m/s = 62.6°, 0 m/s = 64.0°. Alle Messungen erfolgten ungefähr zur Zeit des Sonnenhöchststandes bei wolkenfreiem Himmel. Mittägliche Temperaturunterschiede bis zu 10° wurden im Juli 1984 zwischen sonn- und schattseitigen Sandböschungen von jeweils 30° Hangneigung gefunden. Ähnliche Expositionsunterschiede teilen G. Wendler und F. Eaton (1983) aus Dünengebieten Tunesiens mit.

Die Lufttemperatur erreicht nahe der Oberfläche in 5 cm Höhe naturgemäß größere Tagesschwankungen und Extreme als in 150 cm Höhe (Tab. 3). Am Mittag und frühen Nachmittag ist die bodennahe Luft um 3—5°C wärmer. Als maximale Lufttemperatur in 5 cm Höhe wurde während unserer Messungen am 25. 7. 1984 38.8°C über einem Lapillifeld auf Lanzarote gefunden.

Die relative Luftfeuchtigkeit in Bodennähe ist während der Abend- und Nachtstunden gleich oder sogar geringfügig höher als 150 cm ü.d.O., an wolkenfreien Sommertagen jedoch bis rund 10 % geringer als dort (Tab. 3). Selbst bei längerfristigen Messungen bleibt die mittlere relative Feuchte der bodennahen Luftschicht tagsüber (7—22h) noch rund 5 % geringer als in 150 cm Höhe. So ist die bodennahe Luft während der Tagesstunden deutlich wärmer und trockener als unter den meteorologischen Standard-Meßbedingungen.

Die Diagramme Abb. 3 liefern eine Zusammenschau energetischer und thermischer Komponenten des Mikro- und Bodenklimas anhand ausgewählter sommerlicher Tagesgänge nahe der Nordküste von Lanzarote (Hinterland der Playa Famara). Dabei werden Meßstellen mit Sandboden (links) und mit Lapillidecke über Lehm (rechts) miteinander verglichen. Da die Lapillidecke mit geringer Albedo die einkommende Globalstrahlung besser absorbieren kann, ergeben sich dort erwartungsgemäß günstigere Werte der Strahlungsbilanz als für das Sandfeld. Beim Lapillifeld macht die positive Strahlungsbilanz 62,8 % der empfangenen Globalstrahlung aus gegenüber nur 55,6 % beim Sanduntergrund. Zugleich erreicht das Lapillifeld höhere Temperaturen an der Oberfläche (bis

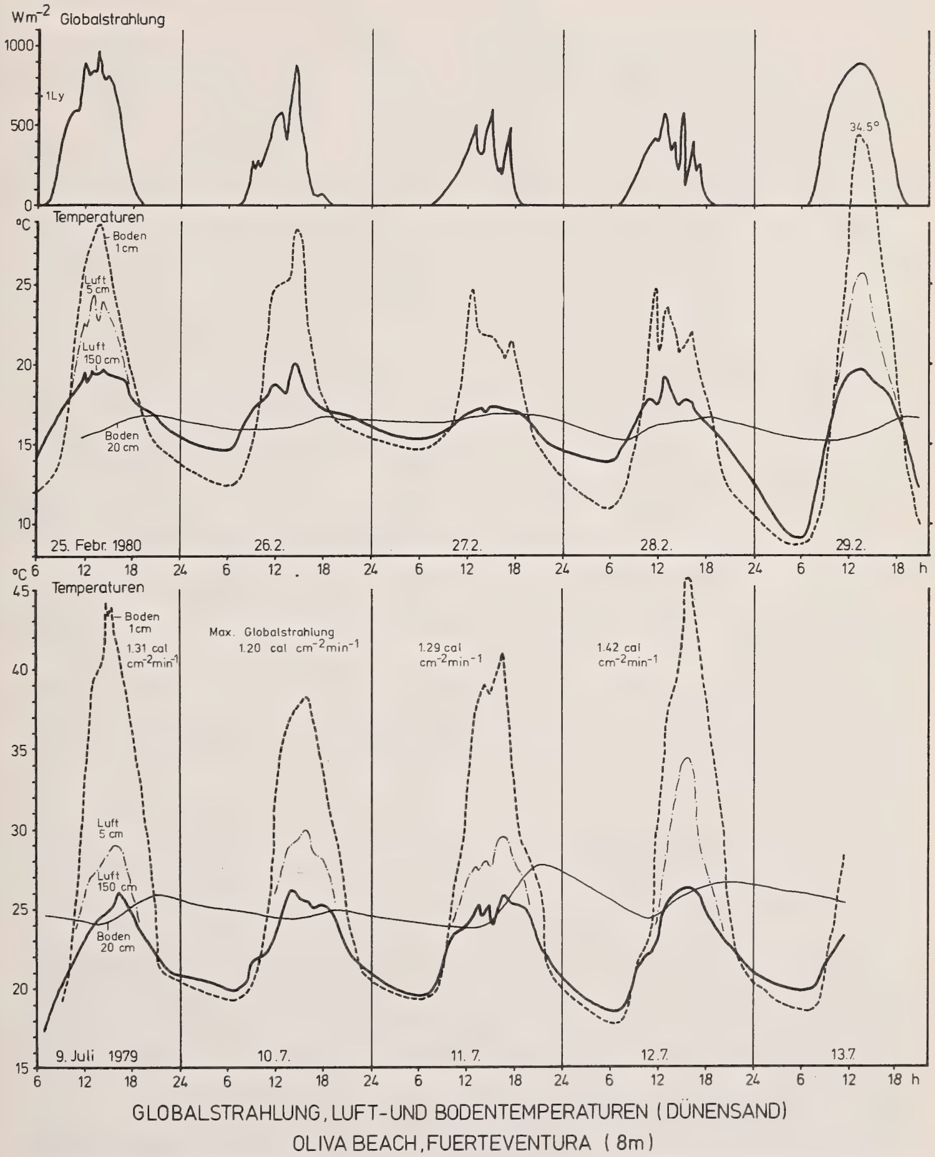


Abb. 2: Globalstrahlung, Luft- und Bodentemperaturen (Dünensand), Oliva Beach, Fuerteventura (8 m).

61,7 °) und in der bodennahen Luftschicht bei 5 cm Höhe. In beiden Fällen steigt die Differenz in der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen 150 und 5 cm Höhe mittags auf rund 10 %.

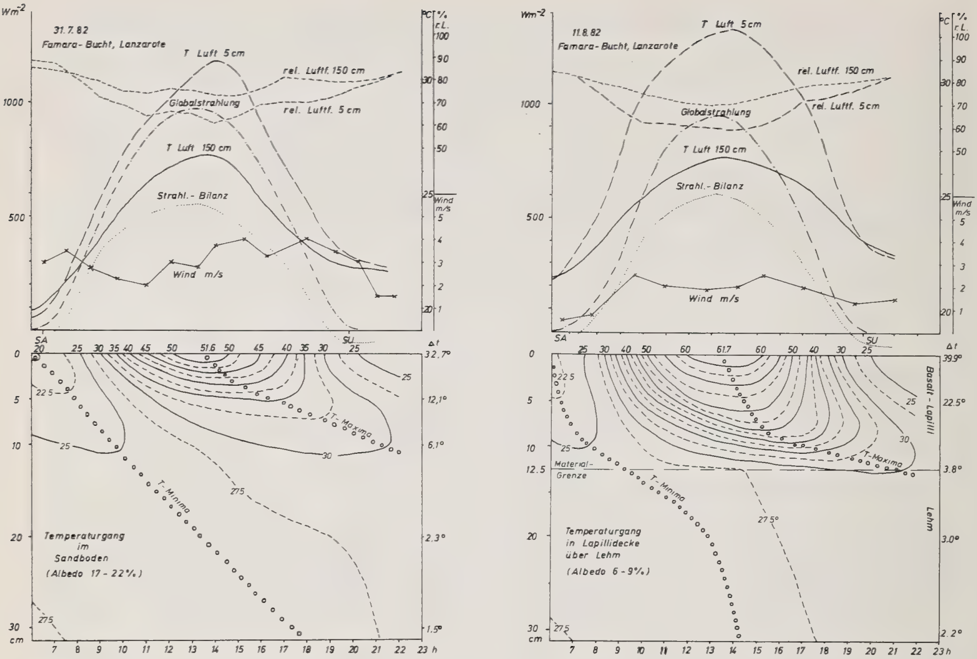


Abb. 3: Sommerlicher Tagesgang klimatischer Parameter in Luft und Boden, Famara-Bucht, Lanzarote (5 m)
Vergleich von Meßfeldern mit Sandboden (links) und mit einer 12,5 cm mächtigen Lapillidecke über Lehm (rechts).

Der untere Teil der Diagramme in Abb. 3 gibt den Tagestemperaturgang im Boden in einer Pedo-Isoplethendarstellung wieder. Dabei kommt sowohl die rasche tiefenwärtige Abnahme der Tagesschwankungen im trockenen Lockermaterial als auch die zeitliche Verzögerung der Temperatur-Minima und Maxima zum Ausdruck. Das Zusammendrängen der Isolinien in den oberen 10—12 cm des Bodens zeigt dort einen Wärmestau an, der in der Lapillidecke größer ist als im Sandboden. Die wärmeisolierende und zugleich verdunstungseinschränkende Eigenschaft von Lapilliauflagen macht man sich im speziellen kanarischen Trockenfeldbau zunutze (vgl. dazu u. a. J. Matznetter 1955, 1958, A. Hanle 1961, J. Corchero Cruz 1980 oder H. Pasenau 1981).

Entsprechende Messungen und Diagramme aus dem Winterhalbjahr führen im Prinzip zu ähnlichen Ergebnissen, doch sind die Temperaturen dann wegen der geringeren Energiezufuhr, der stärkeren Bewölkung und einer höheren Verdunstung der in dieser Zeit feuchteren Böden natürlich geringer. So sind im Winter die mikro- und bodenklimatischen Unterschiede auf kleinem Raum in der Regel weniger krass als im Sommer und Frühherbst. Die Zahlenzusammenstellung der Tabelle 4 liefert eine Übersicht der Ergebnisse von mikro- und bodenklimatischen Messungen im Halbwüstengebiet der Ostinseln und in Südwest-Tenerife zu unterschiedlichen Jahreszeiten. Wegen der ozeanischen Verzögerung des jahreszeitlichen Temperaturganges können die Messungen aus dem Februar und März als repräsentativ für die kühlere Jahreszeit und die Beobachtungen aus dem Juli und August als kennzeichnend für den Sommer angesehen werden. Aus technischen Gründen waren nicht in jedem Fall vollständige Meßserien zu gewinnen. Obwohl die Untersuchungen keinen zeitlichen Zusammenhang aufweisen und jeweils nur Perioden von 1—5 Wochen erfassen, können die angegebenen Mittelwerte und Extreme in ihrer räumlichen und zeitlichen Streuung doch eine hinreichende Vorstellung von der möglichen Spannweite der mikro- und bodenklimatischen Differenzierung in den Trockengebieten der Fußstufe vermitteln.

Das Wärmeklima der Halbwüstengebiete ist nach den vorliegenden Messungen keineswegs sonderlich extrem. Der ausgleichende Einfluß des Meeres und des kühlen Kanarenstromes mit negativen Anomalien von 2,5—3° sowie der tagsüber fast beständige und lebhafte Wind mit einer mittleren Geschwindigkeit um 4—5 m/s in 2 Meter Höhe über der Oberfläche wirken in der küstennahen Fußstufe dämpfend auf den Temperaturgang.

Der mittlere Jahresniederschlag erreicht im Halbwüstengebiet der Kanaren nur bis wenig über 100 mm. Der Atlas Basico de Canarias (1980, S. 29) verzeichnet für diese Bereiche durchweg unter 100 mm, doch liegen bei den längerfristig betriebenen Stationen die Werte etwas höher (Arrecife 135 mm, Los Estancos 102 mm, Tefia 112 mm). Wie allgemein in Trockengebieten ist jedoch auf das Mittel der Niederschläge kein Verlaß. So differieren z. B. für Los Estancos (Fuerteventura) die Niederschlagssummen der einzelnen Jahre zwischen 0,6 mm (1966) und 279 mm (1953). Die mittlere Zahl der Tage mit Niederschlag über 1 mm liegt bei 10—20 im Jahr. Das absolute Maximum der Tagessumme kann 40—67 mm erreichen. Wenn auch die verbreitete Behauptung übertrieben ist, daß der Niederschlag auf den Ostinseln jahrelang völlig ausbleiben kann, so stellt der niederschlagsarme Sommer zweifellos eine ökologisch kritische Phase dar.

Die Bodenfeuchtigkeit sinkt dann weithin unter den Welkepunkt ab, freilich mit erheblichen Unterschieden je nach Substrat und Geländeformen. Z. B. wurden im Juli und August folgende Bodenwassergehalte (Gewichtsprozent) in 20 cm Tiefe unter der Oberfläche gemessen: lockere reine Dünensande 0—2 %, Sandfelder („jable") mit Humusbeimengungen 1—5 %, Tonboden 6—7 %, sowie lehmiger Boden unter Lapillidecke („enarenado artifical") 7—16 %. Die bekannte feuchtigkeitskonservierende Eigenschaft von Lapilli-Auflagen wird vom speziellen Trockenfeldbau vornehmlich auf Lanzarote in wachsendem Maße ausgenutzt. Dabei ist wohl die isolierende und verdunstungseinschränkende Funktion solcher Auflagen entscheidend.

Kleinräumige Unterschiede in der Feuchtigkeit der oberen Bodenlage werden vor allem durch den Wechsel offener und beschatteter Oberflächen hervorgerufen. Pflanzenbüschel und dichtwüchsige Sträucher führen zu einer höheren

Tab. 3: Tagesgang der Lufttemperatur und der relativen Luftfeuchtigkeit in 150 cm und 5 cm Höhe über dem Boden (Halbwüstengebiet der Ostinseln).

Zeit		6–7	7–8	8–9	9–10	10–11	11–12	12–13	13–14	14–15	15–16	16–17	17–18	18–19	19–20	20–21	21–22
1. N-Lanzarote, Playa Famara, ca. 5 m, 24. 7.–19. 8. 83																	
T Luft	150 cm	20.7	21.4	22.0	22.7	23.6	24.1	24.5	24.8	24.7	24.5	23.8	23.2	22.5	21.8	21.3	21.2 °C
T Luft	5 cm	20.5	21.8	23.1	24.3	25.6	27.0	28.0	28.3	28.1	27.6	26.4	25.1	24.0	22.4	21.7	21.3 °C
Rel. LF	150 cm	85	84	82	79	77	75	74	74	73	74	76	81	81	84	85	86 %
Rel. LF	5 cm	84	83	81	74	74	65	65	67	67	68	69	74	76	81	84	85 %
2. N-Lanzarote, Playa Famara, ca. 5 m, 7.–31.7. 84																	
T Luft	150 cm	19.9	21.7	23.3	23.4	24.0	24.6	24.6	25.2	25.1	24.6	24.2	23.1	22.3	21.6	21.0	20.9 °C
T Luft	5 cm	19.8	21.9	24.6	25.3	26.8	27.8	28.1	28.6	29.8	27.5	27.2	25.6	24.2	22.5	21.3	21.1 °C
Rel. LF	150 cm	93	86	83	82	79	78	78	76	78	79	83	86	87	90	90	91 %
Rel. LF	5 cm	94	85	76	76	71	70	67	65	64	70	71	76	78	87	90	91 %
3. E-Fuerteventura, Caleta de Fustés, ca. 25 m, 11.–23. 3. 84																	
T Luft	150 cm	13.9	15.2	16.9	18.3	19.5	20.6	20.9	21.2	21.1	20.8	20.9	19.2	18.5	17.1	17.0	16.9 °C
T Luft	5 cm	13.7	14.2	17.0	20.9	21.7	24.0	24.3	24.5	24.1	22.9	22.8	20.4	19.5	17.2	17.0	16.4 °C
Rel. LF	150 cm	74	72	70	64	62	62	61	61	61	61	61	62	64	66	67	68 %
Rel. LF	5 cm	82	78	72	59	57	56	55	54	54	55	57	60	66	72	74	75 %

Tab. 6: Theoretische und tatsächliche Sonnenscheindauer und Globalstrahlung in der Hochgebirgsstufe von Tenerife.

	J	F	M	A	M	Jn	Jl	A	S	O	N	D	
Theoret. SD für 28 °N	10.4	11.1	11.9	12.7	13.4	13.7	13.6	13.0	12.2	11.4	10.7	10.3	h/d
SD Izaña 2367 m, 28° 18’	8.0	8.2	8.9	9.9	11.8	12.3	12.5	11.8	10.1	8.2	6.7	6.9	h/d
Theoret. GS für 28 °N	22.6	27.2	32.6	37.3	40.1	41.1	40.5	38.3	34.4	29.1	24.0	21.3	MJ/m²d
GS Izaña (n. Ríos Navarro 1982)	11.0	15.2	16.1	17.4	27.4	28.6	22.4	22.1	18.1	15.2	15.4	11.9	MJ/m²d
GS Cañadas (eigene Berechnung)	15.6	17.7	21.8	26.1	29.8	31.6	31.2	29.7	24.3	18.0	13.4	12.8	MJ/m²d

Bodenfeuchte, da durch den Beschattungseffekt die Verdunstung eingeschränkt wird. Niederschlagsverluste durch Interzeption machen sich demgegenüber kaum bemerkbar (vgl. dazu auch P. Frankenberg und M. Richter 1981, S. 263).

Wieweit die vielgenannte nächtliche Kondensation von Tau für den Bodenwasserhaushalt und die biologischen Prozesse von Bedeutung ist, bedarf noch weiterer Untersuchungen. Bei unseren sommerlichen Untersuchungen und Messungen auf den Ostinseln über fast 4 Monate Gesamtdauer hinweg kam es im Mittel nur jede 4. bis 5. Nacht zur Taubildung an der Oberfläche. Dabei waren die Mengen in der Regel so gering, daß sie rasch der frühmorgendlichen Verdunstung anheimfielen. Als maximale Taumenge wurden am 19. 7. 84 55—60 g Wasser pro Quadratmeter gemessen, was einem Niederschlag von nur 0,05—0,06 mm entsprechen würde und damit unbedeutend ist. Soviel können auch einzelne Nieselregen im Sommer liefern, die gar nicht einmal selten sind. A. Hanle fand bei Taumessungen im Herbst 1958 auf Lanzarote mittlere Taumengen in der Größenordnung von 2,5 g pro Quadratmeter und hält diese Menge ebenfalls für zu gering, um den Wasserhaushalt des Bodens nennenswert zu beeinflussen (A. Hanle 1961, S. 160).

Für die Organismen mag noch von Bedeutung sein, daß die Transpiration auch im Sommer durch eine hohe relative Luftfeuchtigkeit um 70—80 % sowie durch reibungsbedingt reduzierte Windgeschwindigkeit am Boden zwischen den Sträuchern herabgesetzt wird.

Als mechanisch wirksamer ökologischerFaktor in der bodennahen Luftschicht ist noch die Sanddrift zu nennen, wie sie vornehmlich in den Dünengebieten eine Rolle spielt. Der äolischen Verdriftung unterliegen vor allem Mittel- und Feinsande im Korngrößenbereich von 0,6—0,1 mm. Die Sandverlagerung erfolgt durchschnittlich zu einem knappen Viertel rollend auf der Bodenoberfläche (Reptation) und zu gut drei Vierteln springend-fliegend in der bodennahen Luftschicht (Saltation). Die kritische Schubspannung zur Mobilisierung der Sande liegt bei einer unteren Grenzgeschwindigkeit des Windes um 4,5 m/s (gemessen in 10—15 cm Höhe). Die verlagerten Sandmassen wachsen mit zunehmender Windgeschwindigkeit rasch an: auf einem Meter Querschnitt von 4,5—5,5 Liter pro Stunde bei 4,5—5 m/s auf ca. 20—25 Liter pro Stunde bei 6—6,5 m/s (Messungen in N-Lanzarote). Dabei wird rund 90 % der gesamten Sandmenge in der bodennahen Luftschicht bis 10 cm Höhe verlagert, wo sich dann Probleme für Pflanzen oder Kleintiere ohne spezielle Anpassungen ergeben können. Augenscheinlich meiden manche malakophyllen Pflanzen die Gebiete mit mobilen Flugsanden, während typische Halbwüstenpflanzen wie z. B. *Launaea* häufig aerodynamisch geprägte Wuchsformen entwickeln (vgl. auch V. Pauly 1976, S. 36, für S-Tenerife).

Die stationären Messungen des Mikro- und Bodenklimas in der Halbwüsten-Fußstufe waren ganz überwiegend auf den küstennahen Bereich beschränkt. Aufgrund stichprobenartiger Testmessungen muß für das Landesinnere mit extremeren thermischen und hygrischen Werten gerechnet werden.

Tab. 4: Mikro- und bodenklimatische Daten aus den Halbwüstengebieten der Fußstufe.

Lokalität	**NE-Fuerteventura Oliva Beach ca. 10 m**	**NE-Fuerteventura wie vor.**	**E-Fuerteventura Caleta de Fustés, 25 m**	**S-Lanzarote Pto del Carmen ca. 25 m**
Periode	**25.2.–2.3.1980 (7 Tage)**	**9.–29. 7. 1979 (21 Tage)**	**11.–23.3. 1984 (13 Tage)**	**30.3.–9. 4. 1981 (21 Tage)**
Luft-T 150 cm				
Tagesmittel	15.8	22.7	17.2	17.7
Mittl. Minimum	12.1	19.2	12.8	13.2
Absol. Minimum	7.0	17.4	10.9	10.4
Mittl. Maximum	19.5	26.1	21.4	22.2
Absol. Maximum	20.4	27.5	23.2	24.2
Mittl. Tagesschwankung	7.4	6.9	8.6	9.0
Luft-T 5 cm				
Mittl. Minimum	—	—	12.0	—
Absol. Minimum	—	—	—	—
Mittl. Maximum	22.5	—	24.5	—
Absol. Maximum	—	—	26.8	—
Mittl. Tagesschwankung	—	—	12.5	—
Rel. Luftfeuchte (nur tagsüber)				
150 cm	72.9 %	73.2 %	64.8 %	70.2 %
5 cm	—	—	64.1 %	—
Bodentemperaturen	heller Sand	heller Sand	dunkle Lapilli	Lapilli über Lehm
Bodenoberfläche				
Mittl. Minimum	10.6	19.2	11.2	13.7
Absol. Minimum	5.4	17.4	9.1	10.8
Mittl. Maximum	28.7	42.1	41.1	39.8
Absol. Maximum	34.6	46.8	46.6	55.0
Mittl. Tagesschwankung	18.1	27.6	29.9	26.1
Boden 20 cm				
Mittl. Minimum	15.7	23.8	—	16.4 (17 cm)
Absol. Minimum	15.0	22.2	—	15.0 ,,
Mittl. Maximum	17.0	26.6	—	20.2 ,,
Absol. Maximum	17.2	27.8	—	21.9 ,,
Mittl. Tagesschwankung	1.3	2.8	—	3.8 ,,
Piche-Verdunstung (Mittelwerte)				
8–20 h	8.1 ccm	8.8 ccm	14.0 ccm	9.8 ccm
20– 8 h	4.9 ccm	4.3 ccm	4.4 ccm	3.6 ccm
Tagessumme	13.0 ccm	13.1 ccm	18.4 ccm	13.4 ccm
Wind-Geschwindigkeit (tagsüber)				
Mittel 2 m ü.d.O.	4.8 m/s	4.4 m/s	4.6 m/s	4.4 m/s
Mittel 15 cm ü.d.O.	3.0 m/s	2.7 m/s	2.8 m/s	2.6 m/s
Abs. Max. 2 m ü.d.O.	8.0 m/s	9.4 m/s	11.0 m/s	13.0 m/s

N-Lanzarote Playa Famara 5 m 19. 7.—21. 8. 1982 (34 Tage)		N-Lanzarote wie vor. 24. 7.—20. 8. 82 (28 Tage)	N-Lanzarote wie vor. 7.—31. 7. 84 (24 Tage)		SW-Tenerife bei Pl. Paraiso ca. 20 m 26. 3.—6. 4. 1983 (12 Tage)
23.1		22.8	22.6		18.9
20.0		20.2	19.4		15.9
18.3		18.9	16.9		14.8
25.8		25.4	25.2		21.9
30.8		26.8	32.5		23.5
6.1		5.2	5.8		6.0
20.1		20.5	19.5		—
18.1		18.8	16.7		—
29.1		28.3	29.8		26.6
33.6		31.2	36.5		27.8
9.0		7.8	10.3		11.0
79.5 %		78.4 %	83.7 %		64.0 %
73.6 %		73.2 %	76.9 %		58.7 %
Lapilli ü. Lehm	brauner Sand	Lapilli	Lapilli	Sand	dunkelgrauer Sand
21.2	20.0	20.6	19.6	19.6	17.4
17.6	19.0	18.5	16.7	16.6	16.5
51.6	46.2	53.0	56.3	52.5	48.0
66.6	49.6	62.0	64.0	61.4	55.6
30.4	26.2 (7 Tage)	32.4	36.7	32.6 (8 Tage)	32.5
26.4	26.7	—	—	26.9	—
25.9	26.1	—	—	26.7	—
28.2	28.0	—	—	29.4	—
29.3	29.0	—	—	30.1	—
1.8	1.3	—	—	2.5	—
6.8 ccm		7.7 ccm	8.1 ccm		—
2.0 ccm		2.0 ccm	2.5 ccm		—
8.8 ccm		9.7 ccm	10.6 ccm		—
4.6 m/s		5.2 m/s	4.5 m/s		2.2 m/s
2.9 m/s		3.8 m/s	2.7 m/s		— m/s
11.5 m/s		11.0 m/s	14.0 m/s		5.5 m/s

Das Mikro- und Bodenklima in der waldfreien Hochgebirgsstufe

Stationäre mikro- und bodenklimatische Untersuchungen zu verschiedenen Jahreszeiten wurden in Hoch-Tenerife an drei Stellen durchgeführt: an der Nordseite der Cumbre Dorsal ca. 1,2 km östlich von El Portillo bei 2140 m, am Südrand des Cañadas-Beckens ca. 1 km südöstlich des Parador bei 2170 m und an der Südabdachung der Cañadas-Berge bei Los Retamares (2240 m). Da das Material zum größten Teil bereits veröffentlicht wurde (P. Höllermann 1978, 1979, 1980, 1982), genügt eine Zusammenfassung der Ergebnisse. Die Vegetation der zumeist recht offenen Gebirgs-Buschformation des Teide-Ginsters (*Spartocytisus supranubius*) ist von L. Ceballos und F. Ortuño (1951), E. Oberdorfer (1965), V. Voggenreiter (1974) sowie von E. Martinez de Pison und F. Quirantes (1981) ausführlich behandelt worden.

Makroklimatische Daten aus der Hochregion stehen vom Höhenobservatorium Izaña auf der Cumbre Dorsal (2367 m) sowie für wenige Jahre (1910—1916) von der Cañada de la Grieta im südlichen Cañadas-Becken (2130 m) zur Verfügung (vgl. Tab. 5; ausführlichere Angaben und Quellen bei P. Höllermann 1982, S. 59 f.).

Tab. 5: Ausgewählte makroklimatische Daten aus der Hochregion von Tenerife.

Station und Höhe	T Jahresmittel	T Januar	T August	Jahres-Niederschlag	Mittl. rel. LF	Mittl. Bewölkung
Izaña (2367 m)	9.5°	4.1°	17.6°	461 mm	46 %	26 %
La Grieta (2130 m)	9.1°	3.5°	16.4°	(345 mm)	42 %	21 %

Im wolkenarmen subtropischen Hochgebirgsklima oberhalb der Passatinversion ist die Einstrahlung langdauernd und intensiv. Der Anteil der direkten Sonnenstrahlung an der Globalstrahlung ist besonders hoch, d.h. die Licht-Schatten-Unterschiede sind besonders krass. Unsere Messungen zur Zeit des Sonnenhöchststandes an einem völlig klaren Juli-Tag in den Cañadas ergaben einen Anteil der diffusen Himmelsstrahlung von lediglich 5 % der Globalstrahlung. Izaña erreicht rund 80 % und selbst im Winterhalbjahr noch 68 % der theoretisch möglichen Sonnenscheindauer (Tab. 6). Die bei M. Ríos Navarro (1982) angegebenen berechneten Strahlungsmengen für Izaña erscheinen nach den eigenen Erfahrungen zu niedrig. Nach unseren nur kurzfristigen Messungen in den Cañadas lassen sich unter Berücksichtigung von Sonnenscheindauer und Bewölkung die Monatsmittel der Globalstrahlung für Juli auf 720—740 Ly/d und für Februar auf etwa 410 Ly/d abschätzen (1 Ly = 1 cal/cm^2 = 11,63 Wh/m^2). Auf dieser freilich unsicheren Grundlage ist der Jahresgang der Globalstrahlung für Hoch-Tenerife in der letzten Zeile der Tabelle 6 berechnet worden. Unser Gebiet würde danach rund 70 % der theoretischen Globalstrahlung am Außenrand der Atmosphäre erhalten. Ungeachtet der Unzuverlässigkeit solcher Berechnungen im Detail steht außer Zweifel, daß in den wolkenarmen Hochlagen von Tenerife ein besonders großer Energieumsatz stattfindet, der sich wegen der weithin recht offenen und lückenhaften Vegetation der Gebirgs-Halbwüste (im Sinne von E. Oberdorfer 1965) ganz überwiegend an der Boden- und Gesteinsoberfläche vollzieht und damit im mikro- und bodenklimatischen Bereich wirksam wird.

Wiederum wird der Energieumsatz von der Oberflächenalbedo modifiziert, die z. B. für trockenen dunklen Lavasand 7—15 %, für Basaltfels 10—15 % und für die hellen Bimsdecken 20—28 % beträgt. Für *Spartocytisus* wurde eine Albedo von 12—13 % gemessen.

Am Mittag und frühen Nachmittag führt die intensive Einstrahlung zu einer beträchtlichen Aufheizung der trockenen oberen Bodenlage. Als maximale Temperaturen der Bodenoberfläche wurden bei stärkster Einstrahlung im Sommer (Juni/Juli) 57°—65° C und im Winter (Dezember/Januar) 37,5—48° C gemessen. Die höchsten Werte fanden sich in dunkler trockener Feinerde sowie in dunklem Lavasand, während helle Bimsdecken bis zu 10° gegenüber den genannten Extremen zurückblieben. Felsoberflächen oder große Blöcke mit höherer Wärmeleitfähigkeit erreichen kaum Maximaltemperaturen von 50°. Die größte für eine dunkle Felsoberfläche gemessene Tagesamplitude betrug knapp 40°, für die Bodenoberfläche in trockenem Lockermaterial hingegen 55,7°.

Die Bodentemperaturen im Buschschatten kommen den Lufttemperaturen nahe. Aus zahlreichen Einzelmessungen der Minima und Maxima im Freiland (x) und Buschschatten (y) ergeben sich als Beziehung zwischen Freiland- und Buschschatten-Oberflächentemperaturen die folgenden Regressionsgleichungen:

maximale Oberflächentemperaturen: $y = 0{,}72\,x - 10{,}24$
minimale Oberflächentemperaturen: $y = 0{,}89\,x + 1{,}92$.

Daraus lassen sich für die beschatteten Bodenoberflächen die zu erwartenden absoluten Extreme auf rund +35,5° und —3,0° berechnen. Das gilt für die Station nahe El Portillo, während für das Cañadas-Becken mit größeren Extremen zu rechnen ist. Im Sommer können auf kleinstem Raum zwischen bestrahlten und schattigen Oberflächen gleichzeitig Temperaturunterschiede bis über 30° auftreten.

Die Abb. 4 (oberer Teil) stellt einen vollständigen Tagesgang der Luft- und Bodentemperaturen für den 16. und 17. August 1974 aus den Cañadas südlich des Parador bei 2170 m Höhe dar. Die Ordinate zeigt die Höhe über und unter der Bodenoberfläche, die Abzisse die Tagesstunden. Gleiche Temperaturen sind durch Isolinien verbunden. Dem Diagramm ist z. B. zu entnehmen, daß die Temperaturen der unbewachsenen trockenen Bodenoberfläche im Laufe dieses Tages zwischen 18,2° und 57,9° variieren (Tagesschwankung 39,7°), während die Schwankung im Boden tiefenwärts rasch abnimmt und bei 20 cm nur noch 2° erreicht. Dem Tagesgang der Lufttemperatur in 150 cm Höhe zwischen 16,1° und 29,2° (Schwankung 13,1°) steht ein solcher der bodennahen Luftschicht bei 5 cm Höhe von 16,1° bis 32,7° (Schwankung 16,6°) gegenüber. Zur Zeit der

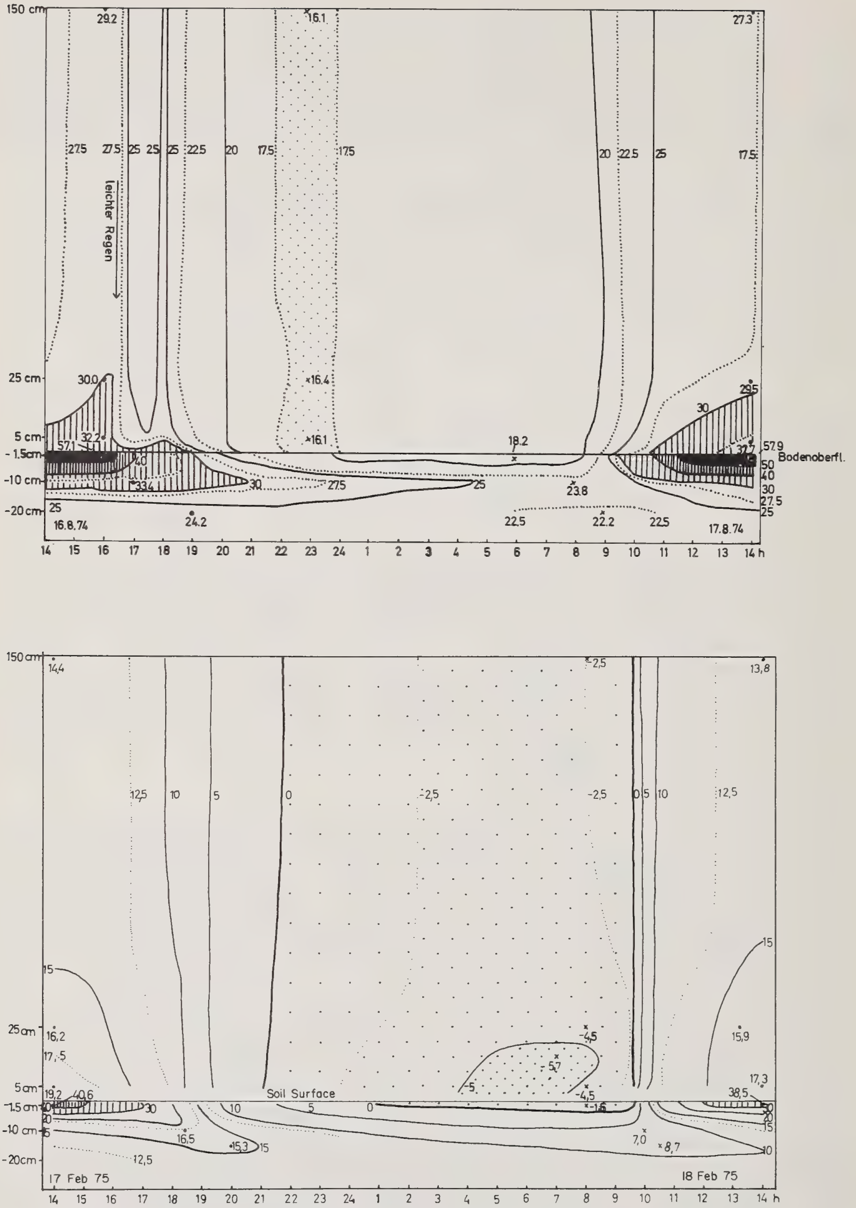


Abb. 4: Tagesgang von Luft- und Bodentemperaturen in den südlichen Cañadas ca. 1 km südöstlich des Parador (2170 m). Oben 16./17. 8. 74 (Sommer), unten 17./18. 2. 75 (Winter).

stärksten Aufheizung am frühen Nachmittag ist die bodennahe Luft rund 5° wärmer und zudem fast 10 % trockener als in 150 cm ü.d.O. Die Lufttemperatur im Buschschatten oder in Felsspalten (im Diagramm nicht erfaßt) kommt der Lufttemperatur in 150 cm Höhe nahe bzw. liegt tagsüber nur wenig darüber. Der vorgestellte Fall ist recht typisch für den sommerlichen Tagesgang in Hoch-Tenerife, abgesehen vom singulären leichten Regen am frühen Nachmittag des 16. August und der damit verbundenen zeitweiligen Abkühlung.

Auf der breiteren Basis zahlreicher sommerlicher Terminbeobachtungen an wolkenfreien oder wolkenarmen Tagen ergibt sich für die bodennahe Luftschicht bei 5 cm gegenüber der Luft in 150 cm Höhe eine mittlere Temperaturdifferenz von + 5,5° (maximale Differenz bis 10,3°) während der Zeit größter Einstrahlung am Mittag und frühen Nachmittag. Während des nächtlichen Minimums ist die bodennahe Luft im Mittel 3,9° (maximal 5,1°) kälter als in 150 cm ü.d.O. Die mittlere Temperaturschwankung an Sommertagen liegt in der bodennahen Luft um 9,4° höher als 150 cm über der Bodenoberfläche. Als absolute Maxima der Luft wurden in 150 cm 30,6° und in 5 cm 36,1° registriert (Cañadas).

Im Winter ist der Tagesgang des meteorologischen Geschehens wesentlich unregelmäßiger als im Sommer und die nächtlichen Temperaturminima sinken häufig unter den Gefrierpunkt ab. Das Observatorium Izaña (2367 m) in Bergrückenlage verzeichnet unter Standardbedingungen ein langfristiges Mittel von 63 Frosttagen im Jahr, während dort in Bodennähe bei 10 cm Höhe bereits 104 Frosttage im Mittel vorkommen. Häufigere und auch intensivere Fröste treten durch nächtliche Temperaturinversionen in der Hohlform der Cañadas auf, wo die Station La Grieta (2130 m) im Jahr 1910 in 110 cm ü.d.O. insgesamt 202 Frosttage aufwies. Dort sind selbst die Sommermonate nicht frostfrei. Die frostklimatische Sonderstellung des Cañadas-Kessels kommt auch in den absoluten Minima deutlich zum Ausdruck: Cañada de la Grieta (2130 m) —17,8°, Feldstation östlich von El Portillo (2140 m) —5,8°, Izaña (2367 m) —8,2°, Mña. Guajara (2717 m) — 8,5° und Teide-Gipfel (bei 3700 m) —13,7° (vgl. dazu u. a. B. Tzschirner 1921). Wegen unterschiedlicher Beobachtungsperioden sind diese Werte allerdings nicht streng vergleichbar.

Häufige Bodenfrostwechsel, die jedoch nur wenige Zentimeter tief in den Untergrund eindringen, führen bei hinreichender winterlicher Bodenfeuchte zur Bildung von Miniatur-Frostmusterböden sowie zu erheblichen flachgründigen Materialbewegungen am Hang insbesondere durch die sog. „Kammeis-Solifluktion" (P. Höllermann 1978a, 1982). Die winterliche Schneebedeckung ist in Normaljahren nur mäßig und selten für längere Zeit zusammenhängend. Die Auflösung der Schneedecke in Abhängigkeit von Relief, Bewuchs, Exposition und Beschattung führt wiederum zu ausgegprägten Unterschieden im Mikro- und Bodenklima auf kleinstem Raum (vgl. P. Höllermann 1982, S. 154 ff.). Die Schneeaufzehrung erfolgt an Strahlungstagen überwiegend durch Sublimation. Im Frühjahr sind in den höchsten Lagen kleine periodische Büßerschneeformen nicht ungewöhnlich.

Der winterliche Tagesgang in den Cañadas wird durch die Darstellung Abb. 4 (unten) für den 17. und 18. Februar 1975 veranschaulicht. In Bodennähe werden gegen Ende der Nacht Fröste bis —5,7 ° C erreicht. Die Temperatur-Tagesschwankung wächst von 16,9 ° in 150 cm ü.d.O. auf 23,7 ° in 5 cm ü.d.O. und auf 42,2 ° an der Bodenoberfläche. Der Boden (sandreicher Regosol) gefriert während der Nacht wenige Zentimeter tief. 20 cm unter der Oberfläche erreicht die Tagesschwankung nur noch 2,5 °. Die Werte beziehen sich auf unbewachsenen Boden.

Beschattung und höhere Bodenfeuchtigkeit wirken naturgemäß dämpfend auf den Temperaturgang. Eine mehrtägige Meßserie aus dem Testgebiet östlich von El Portillo vom November 1977 stellt die Unterschiede des Mikro- und Bodenklimas zwischen Freiland und Buschschatten näher dar (Abb. 5). Im Buschschatten sind Nachtfröste seltener und die Temperaturextreme abgeschwächt. Bei feuchten Böden bleiben die winterlichen Oberflächen-Maxima gegenüber denen eines trockenen Bodens um rund 20 ° zurück.

Aufgrund zahlreicher Einzelmessungen in der Hochregion an Tagen mit fehlender oder geringer Bewölkung lassen sich auch für den Winter die mittleren Temperaturunterschiede zwischen der Luft in 5 und 150 cm Höhe angeben. Zur Zeit stärkster Einstrahlung ist die bodennahe Luft bei 5 cm im Mittel 2,2 ° (maximal 4,9 °) wärmer und während des nächtlichen Minimums um 1,7 ° (maximal 2,7 °) kälter als in 150 cm ü.d.O.

Die relative Luftfeuchtigkeit weist in der Hochregion größere periodische und aperiodische Schwankungen auf als in der meernahen Fußstufe. Für die Stationen Izaña und La Grieta liegen die Mittelwerte in den Sommermonaten um 25 % und in den Wintermonaten um 55—60 %. Ähnliche Werte ergaben sich aus Hygrographenregistrierungen für unsere Teststation östlich von El Portillo. Die im Buschschatten gemessenen Werte für die bodennahe Luftschicht lagen im Sommer etwas niedriger und im Winter etwas höher als unter Standardbedingungen von Meßhütten. Im Hochwinter steigert nämlich die größere Bodenfeuchte und die gelegentliche Wasserkondensation an den Büschen die Luftfeuchte. Minimalwerte der relativen Luftfeuchtigkeit bis unter 10 % wurden gelegentlich in der zentralen Cañadas gemessen. Die mittlere Tagesschwankung der relativen Feuchte beträgt in der bodennahen Luftschicht 10—15 %, wobei jedoch schon kurzfristig erhebliche Unregelmäßigkeiten auftreten können. In der strahlungsreichen und lufttrockenen Hochregion ist das sommerliche Verdunstungspotential deutlich größer als in der meernahen Fußstufe und begünstigt die rasche Austrocknung strahlungsexponierter Oberflächen.

Messungen der Verdunstung mit dem Piche-Evaporimeter ergaben in den Wintermonaten Tagesmittel um 12—14 cm und in den Sommermonaten Werte von 20—23 cm, die damit erheblich über den Tagesmitteln der Fußstufe liegen (vgl. mit Tab. 4). In den Cañadas können absolute Tagesmaxima bis über 35 ccm auftreten. Die Piche-Messungen liefern jedoch nur Relativwerte der Verdunstung, während sich die potentielle Evapotranspiration in der Hochregion

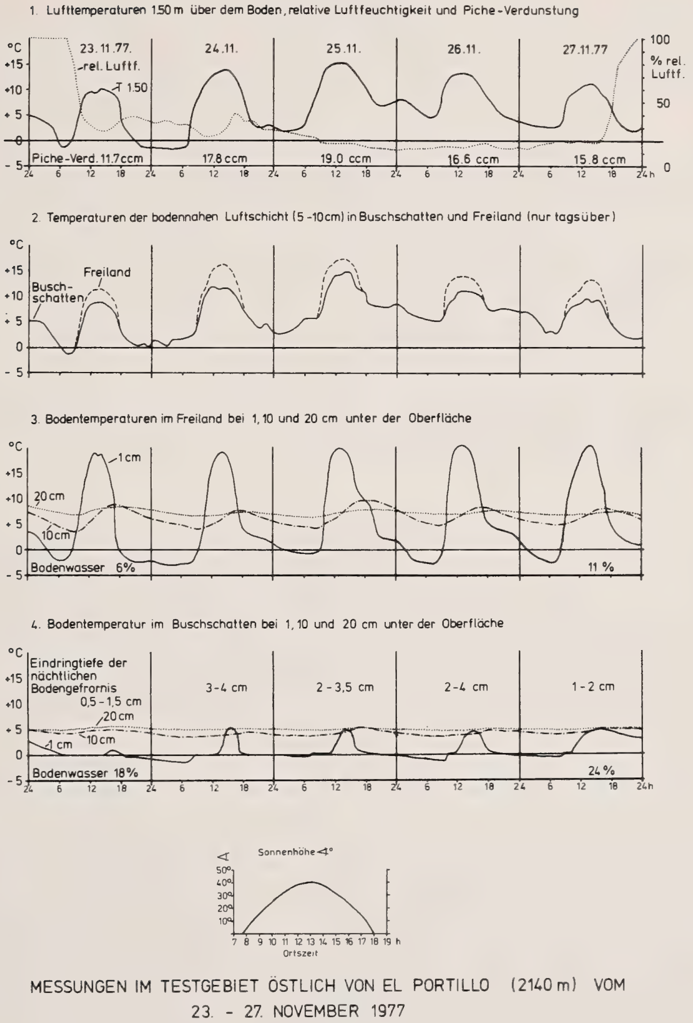


Abb. 5: Messungen im Testgebiet östlich von El Portillo (2140 m) vom 23.—27. November 1977.

mit Hilfe der Haude-Formel nur unsicher auf 1000—1300 mm pro Jahr berechnen läßt.

Der mittlere Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit für die Meßstelle östlich von El Portillo ist aus der Isoplethendarstellung der Abb. 6 zu erkennen. Das Diagramm basiert auf über 100 Einzelmessungen. Während der Boden im Winter über 22 Gewichtsprozent Wasser enthält, trocknet die obere Lage im Sommer auf unter 2,5 % und damit unter den Welkepunkt aus. Diese Austrocknung bleibt

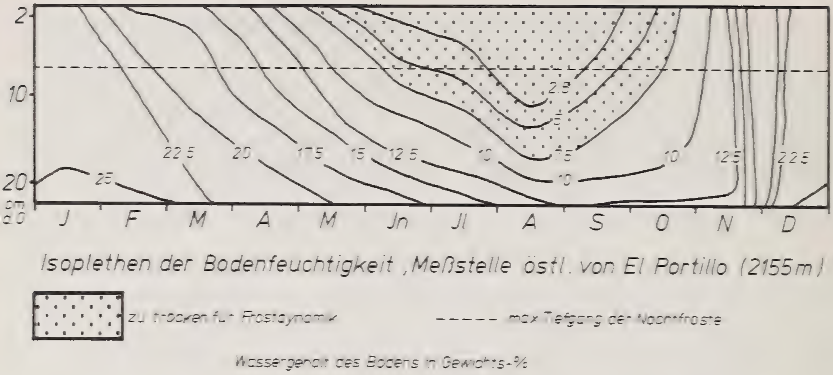


Abb. 6: Isoplethen der Bodenfeuchtigkeit, Meßstelle östlich von El Portillo (2155 m). Wassergehalt des Bodens in Gewichtsprozent.

jedoch ein Oberflächenphänomen. Im Buschschatten liegt die Bodenfeuchte im Jahresmittel rund 5 % höher als im Freiland. Im abgeschirmten Cañadas-Becken ergaben die an mehreren Teststellen wiederholt durchgeführten Messungen deutlich geringere (im Mittel nur etwa halb so große) Bodenfeuchtewerte wie an der Cumbre bei El Portillo. Die relativ höchsten Bodenfeuchtemengen fanden sich in den Cañadas in lokalen Geländedepressionen mit Zuschußwasser sowie unter dem Schutz von Bimslapilli-Auflagen.

Auf eine Zusammenstellung der mikro- und bodenklimatischen Meßdaten aus der Hochregion vergleichbar der Tabelle 4 wurde verzichtet. Solche Datensammlungen sind bei P. Höllermann (1978 b, 1982) zu finden.

In den waldfreien Hochlagen von Tenerife existieren offenbar zwei ökologisch kritische Jahreszeiten: der strahlungsreiche Sommer mit einer Aufheizung der Bodenoberfläche bis 65 ° und einer Austrocknung des Oberbodens bis unter den Welkungskoeffizienten, sowie der Winter mit unbeständiger Witterung, häufigen Nachtfrösten und frostdynamischen Bodenbewegungen an der Oberfläche. Die phänologisch günstigste Zeit für das Wachstum und Blühen der Gebirgsvegetation ist das späte Frühjahr.

Schluß

Die unter genormten Bedingungen in den meteorologischen Hütten der Observatorien gewonnenen makroklimatischen Daten sind unzureichend, um die klimaabhängigen ökologischen Bedingungen zu erfassen, denen die Organismen in der Grenzschicht Atmosphäre-Boden ausgesetzt sind. Das dafür wesentliche Bestands-, Mikro- und Bodenklima erweist sich bei näherer Untersuchung als außerordentlich stark differenziert in Raum und Zeit. Es entzieht sich daher einer standardisierten Erfassung, kann jedoch mit Hilfe mobiler Feldstationen und stichprobenartiger Einzelmessungen in seiner tatsächlichen Spannweite untersucht werden. Dafür wurden aus der Vielfalt der Lebensräume der Kanaren als Beispiele die Halbwüstengebiete in der Fußstufe und die waldfreie Hochgebirgsstufe ausgewählt.

Die große Spannweite des Mikro- und Bodenklimas kommt durch die Interaktion von Energieumsatz an der Oberfläche, atmosphärischer Dynamik, Vegetation, Relief und Substrat zustande. Eingriffe und Störungen einzelner Komponenten können erhebliche Auswirkungen auf das Mikroklima und die Lebensbedingungen haben. Vor allem in der am dichtesten besiedelten meernahen Fußstufe sowie in der Waldstufe ist die Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit und der Bodenbedeckung durch die Landnutzung vielerlei Art bereits weit fortgeschritten und gibt insbesondere auf den Hauptinseln zu Besorgnis Anlaß. Hier gilt es verstärkt bewußt zu machen, daß eine dauerhafte Nutzung der begrenzten ökonomischen Grundlagen des kanarischen Archipels nur unter Respektierung der räumlich differenzierten ökologischen Grundlagen möglich sein kann.

Summary

Contributions to the Study of the Climate near the Ground on the Canary Islands.

Macroclimatic data based on standard shelter observations taken 2 m above the ground appear to be inadequate in characterizing the actual climatic conditions for organisms near the ground. The climate near the ground (microclimate and soil climate) is highly controlled by local factors as substrate, vegetation cover, or topograph, and shows substantial variations even over short distances.

Since 1973 the author has carried out studies of the climate near the ground in various ecosystems of Tenerife, Fuerteventura, and Lanzarote. The paper gives two examples taken from different biota.

In the semi-desert environment near the ocean level of Lanzarote and Fuerteventura the interaction of solar radiation and qualities of the soil surface (substrate, aspect, vegetation, soil moisture, etc.) has been studied in detail. Though the solar radiation is less intensive than in the high country, the surface of bare black lapilli may achieve a maximal temperature up to 64—66 ° C, while the highest surface temperature of light sand (high albedo) or of dark basalt lava (high thermal conductivity) stay considerably lower. The temperature difference between sun-exposed and shaded soil surfaces comes to 25—35 ° C on clear summer days. The crucial climatic-ecological parameters within the semi-desert belt are of hygric rather than of thermic nature. The effect of nightly dew condensation on the ground seems to be of minor importance in summer according to our field experiences.

The semi-arid mountain climate above the timberline (Cumbre Dorsal and Cañadas of Tenerife) is rather extreme with soil surface temperatures up to 65 ° C and intense direct solar radiation in summer, and with common night frosts (absolute minimum of the air temperature —17.8 ° C) and temporary snow cover during the winter season. Two critical ecological seasons exist in the high country: the summer with intensive radiation, overheating and dessication of the upper soil layer; and the winter with short-term weather variations, frequent nightly freezing, and frost-induced movements of the upper soil layer. The most favourable phenologic season for the vegetation is the late springtime.

The most threatening stress to the natural environments of the Canary Islands results not from climatic extremes, however, but from growing human impact.

Resumen

Los datos macroclimáticos tomados de casetas meteorológicas estandarizadas, a 2 m del suelo, aparecen inadecuadas para caracterizar el clima que soportan los organismos que viven cerca de la superficie del suelo. El clima cerca del suelo (microclima y clima del suelo propiamente tal) es altamente controlado por factores locales como substrato, manto vegetacional, o topografía, apreciándose diferencias importantes incluso dentro de cortas distancias.

Desde 1973 el autor ha estudiado el clima cercano al suelo en varios ecosistemas de Tenerife, Fuerteventura y Lanzarote. Se dan dos ejemplos de diferentes biota.

Se han estudiado en detalle las interacciones de radiación solar y calidad del suelo (substrato, aspecto, vegetación, humedad del suelo) en el ambiente semi desértico cerca del nivel del mar en Lanzarote y Fuerteventura. A pesar de que la radiación solar es menos intensa que a mayor altura, la superficie de lapillis negras descubiertas alcanzan temperaturas de 64 a 66 ° C, mientras las temperaturas de arena clara (alto albedo) o la lava basáltica oscura (alta conductividad térmica) no llegan a ser tan altas. La diferencia térmica entre suelos expuestos al sol y a la sombra es de 25 a 3 ° C en días despejados de verano. Los parámetros limitantes climático- ecológicos en la franja semidesértica son los hígricos antes que los térmicos. De acuerdo a nuestras experiencias la condensación nocturna de rocio en el suelo durante el verano es de escasa importancia.

El clima semi-árido por encima de los limites de los bosques (Cumbre Dorsal y Cañadas de Tenerife) es muy extremo con temperaturas del suelo de hasta 65 ° C y radiación solar intensa en verano, y con heladas nocturnas comunes (el mínimo absoluto en el aire de — 17,8 ° C) y una cubierta de nieve temporal durante el invierno. Hay dos estaciones ecologicamente críticas en los terrenos altos: El verano con su radiación solar intensa que conduce al sobrecalentamiento y la desecación de la capa superficial del suelo, y el invierno con variaciones climáticas rápidas, frecuentes heladas nocturnas y movimientos del suelo a consecuencia de las heladas. La época más favorable para el desarrollo de la vegetación es la primavera avanzada.

Sin embargo el peligro de alteración más importante del medio natural de las Islas Canarias no proviene de los extremos climáticos sino del impacto humano.

Literatur

Atlas Basico de Canarias (1980), Barcelona, 80 S.

Bramwell, A. & Z. (1974): Wild flowers of the Canary Islands. — Cabildo Insular de Tenerife, 261 S.

Bravo, T. (1964): Geografia general de las Islas Canarias, Tomo II. — Santa Cruz de Tenerife, 592 S.

Ceballos, L. & F. Ortuño (1951): Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de las Canarias occidentales. — Madrid, 465 S., Neuaufl. Sta. Cruz de Tenerife 1976, 433.

Corchero Cruz, J. (1980): Lanzarote, cuna de enarenados. — El Campo 76: 22—24.

Deutscher Wetterdienst (1981): Klimadaten von Europa, II SW-Europa und Mittelmeerländer. — Offenbach, A 152—A 159.

Diaz Gutierrez, A. (1983): La energía solar y su aprovechamiento agrario en la Isla de Lanzarote. — Lancelot III, No. 31: 13.

Fernandopullé, D. (1976): Climatic characteristics of the Canary Islands. - In: Kunkel, G. (Hrsg.), Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Monogr. Biologicae 30: 185—206.

Font Tullot, I. (1959): El clima de las Islas Canarias. — Anuario de Estudios Atlánticos, Madrid — Las Palmas, 57—104.

Frankenberg, P. & M. Richter (1981): Zusammenhänge zwischen Pflanzenvielfalt, Wasserhaushalt und Mikroklima in Tunesien. — In: Festschrift f. F. Monheim zum 65. Geburtstag, Geogr. Inst. d. RWTH Aachen, 243—271.

Geiger, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. — 4. Aufl. Braunschweig, 646 S.

Hanle, A. (1961): Agrarklimatologische Beobachtungen auf der Kanareninsel Lanzarote — Mainzer Geogr. Studien (Panzer-Festschrift), 157—162.

Hempel, L. (1980): Studien über fossile und rezente Verwitterungsvorgänge im Vulkangestein der Inseln Fuerteventura (Islas Canarias). — Forschungsber. d. Landes Nordrhein-Westf. Nr. 2927, Fachgr. Physik, Chemie, Biologie, 32 S.

Höllermann, P. (1978a): Soil movements in the subtropical mountain environment of High Tenerife (Canary Islands). — Assoc. Geogr. d'Alsace, Colloque sur le Periglaciaire d'Altitude du Domaine Mediterranéen et Abords, Strasbourg, 91—112.

— (1978b): Geoecological aspects of the upper timberline in Tenerife, Canary Islands. — Arctic and Alp. Research 10 (2): 365—382.

— (1979): Geomorphological field experiments in a subtropical mountain environment. — Studia Geomorph. Carpatho-Balcanica 13: 41—55.

— (1980): Microenvironmental studies in various ecosystems of the Canary Islands. — 24th Intern. Geogr. Congress Japan 1980, Abstracts of papers presented at the Symposium of IGU Commission on Mountain Geoecology, Univ. of Tsukuba, 28—31.

— (1981): Microenvironmental studies in the laurel forest of the Canary Islands. — Mountain Research and Development 1 3/4: 193—207.

— (1982): Studien zur aktuellen Morphodynamik und Geoökologie der Kanareninseln Teneriffa und Fuerteventura. — Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. in Göttingen, Math. — Phys. Kl., III. Folge Nr. 34, 406 S.

Höllwarth, M. & U. Kull (1979): Einige ökophysiologische Untersuchungen auf Tenerife (Kanarische Inseln). — Botan. Jahrb. Syst. 100: 518—535.

Huetz de Lemps, A. (1969): Le climat des Îles Canaries. — Publ. Faculté Lettres Sorbonne, SEDES, Paris, 224 S.

Kämmer, F. (1974): Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. — Scripta Geobotanica 7, Göttingen, 78 S.

— (1982): Beiträge zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira-Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenschwundes in Makaronesien. — Freiburg i. Brsg., 179 S.

Kunkel, G. (1977): Las plantas vasculares de Fuerteventura (Islas Canarias), con especial interés de las forrajeras. — ICONA, Naturalia Hispanica 8, Madrid, 130 S.

— (1980): Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt. — Stuttgart — New York, 185 S.

Martinez de Pison, E. & F. Quirantes (1981): El Teide. Estudio geográfico. — Sta. Cruz de Tenerife, 187 S.

Matznetter, J. (1955): Der Trockenfeldbau auf den Kanarischen Inseln. — Mitteil.d. Geogr. Gesellsch. Wien 97: 79—96.

— (1958): Die Wirtschaftsformen der Kanareninsel Lanzarote. — Geogr. Rundschau 10: 17—21.

— (1968): Die Inseln der ostatlantischen Archipele als reliefbedingte Klimatypen. — Wetter u. Leben 20: 93—109.

Muhlia, A. & A. Chávez (1980): Insolación y radiación solar en el tope de la atmósfera para latitudes que cubren la República Mexicana. — Anales del Instituto de Geofiscia, Univ. Nac. Autonoma de Mexico 26: 127—149.

Oberdorfer, E. (1965): Pflanzensoziologische Studien auf Teneriffa und Gomera (Kanarische Inseln). — Beitr. Naturkundl. Forsch. Südwest-Deutschland 24: 47—104.

Pasenau, H. (1981): Bodenphysikalische Beobachtungen im Trockenfeldbau auf Lanzarote. — Aachener Geogr. Arb. 14 (1): 273—285.

Pauly, V. (1976): Die Vegetation der Kanarischen Inseln insbesondere von Teneriffa. Versuch einer ökologischen Analyse. — Unveröff. Diplomarbeit, Abt. f. Ökophysiologie u. Vegetationskunde d. Univ. Hohenheim, 65 S.

Ríos Navarro, M. (1982): Perspectivas de la energía solar en las Islas Canarias. — Cuadernos de Economia Canaria 4, Sta. Cruz de Tenerife, 95—112.

Tzschirner, B. (1922): Der Temperaturgang in drei Höhenstationen auf Teneriffa. — Beitr. z. Physik d. freien Atmosphäre 10, 37 S.

Voggenreiter, V. (1974): Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife. — Dissertationes Botanicae 26, Lehre, 718 S.

Wendler, G., & F. Eaton, (1983): On the desertification of the Sahel Zone. Part 1: Ground Observations. — Climatic Change 5: 365—380.

Walter, H. (1955): Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökolgische, vegetationskundliche u. landwirtschaftliche Zwecke. — Ber. Deutsche Botan. Gesellsch. 68: 331—344.

— (1977): Vegetationszonen und Klima. — 3. Aufl., UTB 14, Stuttgart, 309 S.

Prof. Dr. P. Höllermann, Geographisches Institut der Universität Bonn, Franziskanerstraße 2, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 261—276	Bonn, Oktober 1985

Ausgewählte Arealkarten von Pflanzen und Tieren der Insel Tenerife und ihre ökologisch-chorologische Interpretation

von

Volker Voggenreiter

Die Chorologie (Arealkunde) von Tier- und Pflanzenarten der Kanarischen Inseln gewinnt zunehmend Interesse. Für die Intensivierung phytochorologischer und tierökologischer Untersuchungen ist dabei wichtig, daß auch bisher vernachlässigte Landschaftsabschnitte einbezogen werden, und daß die landschaftsökologische Differenzierung der Insel stärker berücksichtigt wird.

Landschaftsökologische Differenzierungen können durch eine genaue Kartierung der Fundorte wildwachsender Zeigerpflanzen dargestellt werden, besonders gut dann, wenn eine große Zahl von Geländestellen systematisch untersucht wird (Voggenreiter 1974, Barquín Diez 1984).

Vergleiche exakter Arealkarten von Pflanzen, Tieren und geologisch-klimatologischen Bedingungen lassen ökologische Zusammenhänge erkennen oder werfen Fragestellungen auf, die zu verfolgen sich lohnen würde. Dies soll an ausgewählten Beispielen erläutert werden.

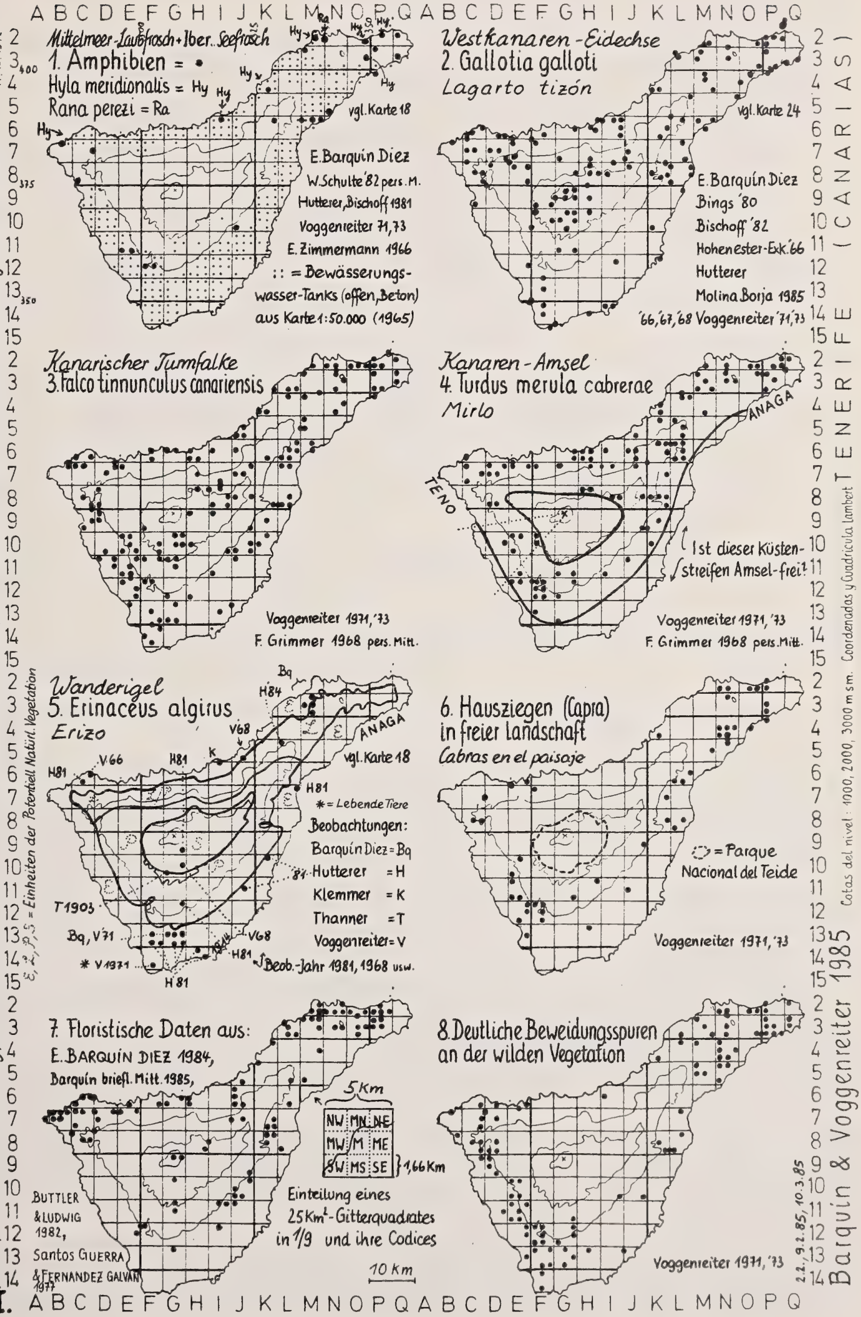
Zur Methodik

Grundlage für die Arealkarte stellen die Aufzeichnungen von eigenen Exkursionen (1966—1973) dar, die zum kleineren Teil bereits veröffentlicht (Voggenreiter 1972, 1974, 1975), zum größeren Teil aber unveröffentlicht sind. Ergänzt werden die floristischen Daten durch die Arbeiten von Barquín (1984), Ludwig (1984), Santos Guerra & Fernandez Galvan (1977), die faunistischen Daten durch Bacallado (1976), Bings (1980), Bischoff (1982), Cyrén (1934), Hutterer (1983) und Schneider (1981). Daneben wurden unveröffentlichte Berichte und Mitteilungen berücksichtigt, die im Text oder in den Tafeln erwähnt werden. Hydrologische Daten stammen aus Amigo de Lara & La Roche Izquierdo (1961). Die Daten wurden in standardisierte 25 km²-Gitterquadrat-Karten von Tenerife eingetragen (Taf. I, 7). Alle untersuchten Geländestellen zeigt Tafel II, Karte 16. Die Lage bemerkenswerter Geländestellen wird durch „chorologische Codices" verdeutlicht, die die Lage im Lambert'schen Gitternetz (vergl. Taf. I, 7) angeben.

I. Tinerfenische Areale kanarischer und introduzierter Tierarten von besonderem ökologischen Interesse

Amphibien (*Hyla, Rana*) (Taf. I, 1). Klemmer (1976) und Kämmer (1982) vermuten, daß *Hyla meridionalis* eventuell auf den Kanarischen Inseln autochton sei. *Rana perezi* wird als nach der Conquista eingeführtes Faunenelement angesehen. Die kombinierte Arealkarte beider Arten ist leider unvollständig, soll jedoch den Anreiz geben, die Amphibienvorkommen auf Tenerife genauer zu kartieren. Die Karte zeigt weniger Vorkommen, als nach der Verbreitung von Bewässerungstanks zu vermuten wäre. Frösche nutzen die künstlichen Stillgewässer zum Laichen. So konnte am 27. 2. 1977 bei der Urbanización Los Angeles (Gitterquadrat-Position K4MS) bei El Sauzal ein Froschkonzert von *Hyla meridionalis* in einem bewachsenen Tank aufgenommen werden. Die Besiedlung natürlicher und künstlicher Gewässer durch Amphibien auf Tenerife ist bisher nicht ausreichend untersucht worden. Der „Plan de Obras Hidráulicas de la Isla Tenerife" (1961) verzeichnet in einer Höhenlinienkarte 503 Quellen und Wasserstollen (Galerias). Im Bereich der Ableitung des Gebirgsgrundwassers versiegen natürliche Bachläufe, während in niedrigen Höhenlagen mit den Tanks und Barranco-Stauseen (Embalses) potentiell neue Laichgewässer geschaffen werden (vgl. Taf. I, 1, III, 23). Es ist bisher ungeklärt, ob *Hyla meridionalis* und *Rana perezi* durchgehend verbreitet sind oder verschiedene Areale aufweisen. Auch die Höhenverbreitung ist noch zu bestimmen: eigene Beobachtungen von *Rana perezi* bei 1600 m (Aufn. Nr. 1229, 18. 6. 1971, K6NE) im Oberlauf des Barranco de Leres bei Araca liegen wohl schon an der Obergrenze. Dort ist die untere Grenze des Frostes nicht mehr weit entfernt. Eine Kartierung der Ober- und Untergrenzen der Amphibien wäre von großem Interesse.

Gallotia galloti (Taf. I, 2 und Abb. 1). Die Kanareneidechse kommt fast in allen Teilen der Insel vor; viele der „weißen Stellen" sind Untersuchungslücken. Das Höhenintervall der Verbreitung reicht vom Meeresspiegel bis mindestens 2800 m ü.d.M. Wo liegt nun die Höchstgrenze für *Gallotia galloti* auf Tenerife? Bischoff (1982) nennt 2800 m. Cyrén (1935) demonstriert an einem Foto der Nordabdachung des Teide seine beobachtete bzw. vermutete Obergrenze der Eidechse: „Die *Lacerta galloti* kommt mindestens bis 3050 m H. vor, wahrscheinlich mit der Retama bis auf 3200 m H." Beim Studium älterer eigener Exkursionsaufzeichnungen aus dem Jahre 1966 entdeckte ich eine Notiz „Eidechse, 20 cm lang, grau, bis 10 m unter Gipfel (15. 3. 1966)", die Fauna betreffend, die während der Besteigung des Pico de Teide angetroffen worden war (Kanaren-Exkursion des Botanischen Instituts der Universität Erlangen-Nürnberg unter Leitung von Dr. A. Hohenester). Damit ergibt sich eine Obergrenze der tinerfenischen Eidechsenpopulation von ca. 3700 m! In Anbetracht der hochgradigen Armut an Vegetationsmasse und Pflanzenarten erscheint diese Obergrenze schier unglaublich. Eine neuerliche Bestätigung ist also erwünscht. Unter dem Teidegipfel gibt es nur noch an winzigen Stellen Moose, nur an kleinen Stellen lange nach der Schneeschmelze (der Schnee verdunstet hier: Büßerschnee) oberflächlich erreichbare Feuchtigkeit und daher wohl kaum Insekten. Allerdings wurde am 19. 5. 1968 im Gipfelkrater des Teide ein Vorkommen natürlicher Insektenfallen an den Öffnungen giftiger Fumarolen (ca. 3700 m) entdeckt, wo halbzentimeterdicke Schichten kleiner Insekten lagen, die bei ihrer Suche nach Feuch-


A B C D E F G H I J K L M N O P Q A B C D E F G H I J K L M N O P Q
Mittelmeer-Laubfrosch + Iber. Seefrosch
1. Amphibien = •
Hyla meridionalis = Hy
Rana perezi = Ra
vgl. Karte 18
E. Barquín Diez
W. Schulte '82 pers. M.
Hutterer, Bischoff 1981
Voggenreiter 71,73
E. Zimmermann 1966
: : = Bewässerungs-wasser-Tanks (offen, Beton)
aus Karte 1:50.000 (1965)
1. 2. 1985
14. 10. 1972
Westkanaren-Eidechse
2. Gallotia galloti
Lagarto tizón
vgl. Karte 24
E. Barquín Diez
Bings '80
Bischoff '82
Hohenester-Exk. '66
Hutterer
Molina Borja 1985
'66, '67, '68 Voggenreiter '71, '73
Kanarischer Turmfalke
3. Falco tinnunculus canariensis
Voggenreiter 1971, '73
F. Grimmer 1968 pers. Mitt.
Kanaren-Amsel
4. Turdus merula cabrerae
Mirlo
ANAGA
TENO
Ist dieser Küsten-streifen Amsel-frei?
Voggenreiter 1971, '73
F. Grimmer 1968 pers. Mitt.
Wanderigel
5. Erinaceus algirus
Erizo
ANAGA
vgl. Karte 18
✱ = Lebende Tiere
Beobachtungen:
Barquín Diez = Bq
Hutterer = H
Klemmer = K
Thanner = T
Voggenreiter = V
Beob.-Jahr 1981, 1968 usw.
Bq H84 V68 K H81 V.66 T1903 Bq, V'71 ✱ V1971 H81 V68
ε, Ł, P, S = Einheiten der Potentiell Natürl. Vegetation
6. Hausziegen (Capra) in freier Landschaft
Cabras en el paisaje
= Parque Nacional del Teide
Voggenreiter 1971, '73
7. Floristische Daten aus:
E. BARQUÍN DIEZ 1984,
Barquín briefl. Mitt. 1985,
BUTTLER & LUDWIG 1982,
Santos GUERRA & FERNANDEZ GALVAN 1977
5 Km
NW MN NE
MW M ME
SW MS SE
1,66 Km
Einteilung eines 25 Km²-Gitterquadrates in 1/9 und ihre Codices
10 Km
8. Deutliche Beweidungsspuren an der wilden Vegetation
Voggenreiter 1971, '73
2.1., 9.2.85, 10.3.85
Cotas del nivel: 1000, 2000, 3000 m s.m. Coordenadas y Cuadrícula Lambert
Barquín & Voggenreiter 1985 TENERIFE (CANARIAS)
2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
400 375 350

I. Tinerfenische Areale typisch Kanarischer und introduzierter (Nr. 1, 5, 6) Tierarten von besonderem ökologischen Interesse tigkeit von den Fumarolen-Aushauchungen getötet worden waren, was zeigt, daß Insekten bis in den Gipfelbereich gelangen.

Aus dem Vorkommen der Eidechsen in größeren Höhen läßt sich folgern, daß die Eidechsen dort einen Winterschlaf halten müssen. Dies zeigt auch ein Vergleich mit der Karte der potentiellen Schneedecke (Taf. III, 18). Diese Vermutung wurde bereits von Bings (1980: 206) geäußert: „Obwohl der Wintergarten (in Bonn) in der kalten Jahreszeit beheizt wird, um den Kanareneidechsen ihre Aktivität zu erlauben, hielten alle B-Exemplare einen regelrechten Winterschlaf von etwa 8 Wochen, im Gegensatz zu den A-Tieren. Vielleicht spielen hier die klimatischen Verhältnisse im Biotop der hochlebenden B-Eidechsen — in Las Cañadas ist es im Winter kalt, teilweise liegt Schnee — eine besondere Rolle." Somit stellt sich letzten Endes die Frage, ob es auf Tenerife Ökorassen von *Gallotia galloti* gibt, nämlich hibernierende und nicht-hibernierende Populationen.

Zum besseren Verständnis der ökologischen Bedingungen sei der tinerfenische Hochgebirgswinter aufgrund der Erfahrungen von 1971 (Voggenreiter 1974, vgl. auch Höllermann 1982) kurz geschildert. Von früheren Meteorologen wurde als tiefste Temperatur der Kanarischen Inseln in der Cañada de la Grieta (H9MS, 2078 m) auf Tenerife —16,2 ° C gemessen. Eigene Messungen am 15. 3. 1971 im Llano de Ucanca (G1OM, 2000 m) ergaben —10 ° C bei dezimeterdicker Bodeneisschicht. Am 12. 3. 1971 trug die Mña. Guajara, besonders stark an ihren senkrechten N- und W-Gipfelabstürzen, einen bereits zwei Tage alten Eispanzer von beträchtlicher Dicke, der nach einem Graupelschneesturm entstanden war (Fotos in Voggenreiter 1974: 361—365). Hohe Windgeschwindigkeiten von über 100 km/h bei ca. —3 ° C wurden im Llano de Ucanca, eingeschneit im Automobil von Dienstag, 24.00 (9. 3. 1971) bis Freitag morgen (12. 3. 1971), selbst erlebt. Schneedecken von 20 cm bis gegen einen halben Meter tauchten die ganze Hochgebirgsregion unter fast geschlossenes Weiß, das nur durch felsige Partien und schneefreie Felswände aufgelockert war (Fotoserie in Voggenreiter 1974). Die Temperaturen unter dieser Schneedecke sind stark abgemildert: „Die mittlere Tagesschwankung in 20 cm Tiefe beträgt im Hochwinter nur noch größenordnungsmäßig 1 ° C. . ." (Höllermann 1982: 120). Beim selbsterlebten Schneefall in den W-Cañadas wurden nur —4 ° C als tiefste Temperatur auf dem Boden des Llano de Ucanca (G1OM, 2000 m) mit einem Thermohygrographen gemessen. Die Schneedecke scheint den Boden so zu isolieren, daß in einiger Tiefe wieder Temperaturen über 0 ° C herrschen.

Aus den vorliegenden Daten wurde das ungefähre Ausmaß des vermutlichen Winterschlafgebietes von *Gallotia galloti* geschätzt (Tab. III, 24). Über evtl. Bindung der Eidechsen an bestimmte geologische Strukturen liegen bisher keine Daten vor. Auch mögliche Zusammenhänge zwischen Eidechsenverbreitung und Futterpflanzenarealen wurden bislang nicht untersucht (vgl. Tafel II).

Falco tinnunculus canariensis (Taf. I, 3). Der Turmfalke ist ein wichtiger Predator der Eidechsen, der, wie die Karte zeigt, fast überall zu beobachten ist. In den Hochlagen der Cañadas und des Nordgehänges sind die Beobach-

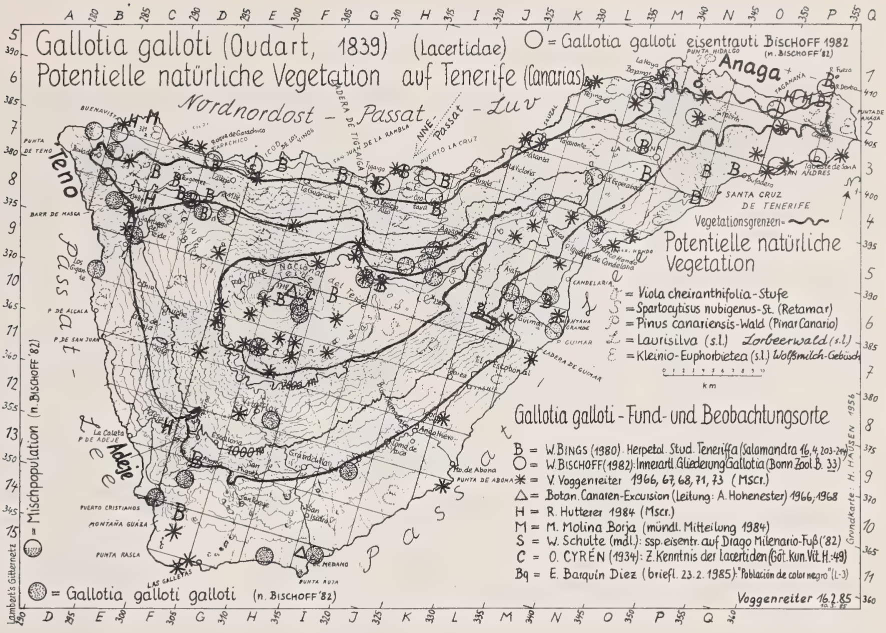

Gallotia galloti (Oudart, 1839) (Lacertidae)
Potentielle natürliche Vegetation auf Tenerife (Canarias)
○ = Gallotia galloti eisentrauti BISCHOFF 1982 (n. BISCHOFF '82)
Nordnordost - Passat - Luv
Anaga
Teno
Passat - Lee
Adeje
SANTA CRUZ DE TENERIFE
Vegetationsgrenzen
Potentielle natürliche Vegetation
= Viola cheiranthifolia-Stufe
= Spartocytisus nubigenus-St. (Retamar)
= Pinus canariensis-Wald (Pinar Canario)
= Laurisilva (s.l.) Lorbeerwald (s.l.)
= Kleinio-Euphorbietea (s.l.) Wolfsmilch-Gebüsch
km
Gallotia galloti - Fund- und Beobachtungsorte
B = W. BINGS (1980). Herpetol. Stud. Teneriffa (Salamandra 16, 4, 203-214)
○ = W. BISCHOFF (1982): Innerartl. Gliederung Gallotia (Bonn Zool. B. 33)
✳ = V. Voggenreiter 1966, 67, 68, 71, 73 (Mscr.)
△ = Botan. Canaren-Excursion (Leitung: A. Hohenester) 1966; 1968
H = R. Hutterer 1984 (Mscr.)
M = M. Molina Borja (mündl. Mitteilung 1984)
S = W. Schulte (mdl.): ssp. eisentr. auf Drago Milenario-Fuß ('82)
C = O. CYRÉN (1934): Z. Kenntnis der Lacertiden (Göt. Kun. Vit. H.:49)
Bq = E. Barquin Diez (briefl. 23.2.1985): "Población de color negro" (L-3)
◍ = Gallotia galloti galloti (n. BISCHOFF '82)
◐ = Mischpopulation (n. BISCHOFF '82)
Lambert's Gitternetz
Grundkarte: H. HAUSEN 1956
Voggenreiter 16.2.85

Abb. 1: Schema der potentiellen natürlichen Vegetation auf Tenerife und Fundorte von *Gallotia galloti* (nach verschiedenen Autoren).

tungen spärlicher, doch mag dies an der geringeren Beobachtungsdichte liegen. Allerdings ist auch denkbar, daß die Gebiete mit potentieller Schneedecke und die sterilen Kiefernwälder nicht so häufig von Falken aufgesucht werden.

Turdus merula cabrerae (Taf. I, 4). „Major valencia ecológica presenta el Mirlo (*Turdus merula* L.) posiblemente restringido, durante y después de las glaciaciones a los abundantes bosques de pinos y laurel que prácticamente cubrían las islas; hoy los seguimos encontrando en todo tipo de formaciones boscosas así como en matorrales, parques y cultivos hortícolas" (Bacallado 1976: 421). Die Amsel ist auf Tenerife so häufig, daß die auf der Karte verzeichneten 95 Fundpunkte Allgegenwart vortäuschen könnten. Im Gegensatz zu *Falco tinnunculus* heben sich aber bei der Amsel offensichtlich wenig bzw. gar nicht besiedelte Räume heraus:

— Die Amsel scheint die warme Küstenstufe im Insel-Lee zu meiden, die waldfrei und ohne höhere Gebüsche ist. Tiefe schattige Barrancos können sie aber zuweilen dicht an die Küste führen.

— Die Hochgebirgsregion wird offensichtlich gemieden. Die Gründe dafür mögen der Mangel an beerentragenden Pflanzen und die trockene Bodenoberfläche sein. Amseln ernähren sich u. a. von Beerenfrüchten; oberhalb von Garachico (E6/7W, Aufn. Nr. 2412) wurde beobachtet, wie sie die roten Beeren von *Bosea yervamora* fraßen (vgl. Taf. II, 15).

Erinaceus algirus (Taf. I., 5). Der Wanderigel gehört offenbar zu den allerjüngsten Faunenelementen auf Tenerife; Hutterer (1983) nennt als früheste Beobachtung das Jahr 1903. Bis heute scheint sich die (vermutlich aus Fuerteventura oder Gran Canaria stammende) Ausgangspopulation so über die Insel verbreitet zu haben, daß sie ein Höhenintervall von ca. 2300 m durchquert und die Süd- und Nordküsten erreicht hat (28 Fundpunkte). Um die möglicherweise noch im Gang befindliche Ausbreitung der Art zu dokumentieren, wäre es lohnend, alle bekannten und noch zu entdeckenden Vorkommen von *Erinaceus algirus* mit Funddatum und genauer Ortsangabe zusammenzutragen (auch Straßenopfer). Zu klären wäre auch, ob der Wanderigel in den nassen Lorbeerwäldern des Anaga-Gebirges vorkommt oder auch in den extremen Halbwüsten, z. B. auf der Cumbre de Izaña (I8J8). Aus den relativ wenigen Fundpunkten (Taf. I, 5) ist eine Massierung im Bereich der Kanarenwolfsmilch-Stufe zu ersehen, doch wird erst eine weitaus vollständigere Karte Klarheit bringen können. Der Wanderigel lebt offensichtlich in den Cañadas (Funde von Hutterer und Voggenreiter in den Gitterpositionen G9SE, ca. 2260 m und G1OME, 2000 m) in einer winterkalten Hochgebirgslandschaft mit langdauernden Frösten und Schneedecken. Somit liegt auch hier die Vermutung nahe, daß die Igel in den Cañadas einen Winterschlaf halten, wenn sie nicht dort regelmäßig zugrunde gehen und im Sommer erneut einwandern.

Hausziegen (*Capra*) in freier Landschaft (Taf. I, 6). Die Karte der in freier Landschaft beobachteten Hausziegen gibt leider nur einen unvollständigen Eindruck von der Präsenz dieser Wildpflanzenfresser wieder. Die Ziegenhaltung auf Tenerife ist relativ alt und wurde bereits von den Urbewohnern in allen Teilen der Insel betrieben (Diego Cuscoy 1968). Heute sind allerdings gewisse Regionen der Insel weitgehend frei, wie z. B. im Bereich des Parque Nacional del Teide. Im Süden und eventuell auch im Südosten der Insel finden Ziegen im Bereich von *Zygophyllum fontanesii* wohl kaum genug Nahrung (vgl. Taf. III, 23). In den geschlossenen Kiefernwäldern von Tenerife habe ich 1966 bis 1973 keine Ziegen gesehen. Somit scheint das von Ziegen beweidete Areal gürtelförmige Erstreckung zu haben. Die wildlebende kanarische Vegetation ist nicht an größere Säugetiere angepaßt; Schutzvorrichtungen wie Dornen fehlen den meisten Pflanzen. Wenige Arten (*Euphorbia canariensis*, Taf. III, 21) sind durch ihre Giftigkeit geschützt. Einige seltene Arten wie *Dorycnium* und *Dendrosonchus*-Arten werden von Ziegen begierig gefressen.

Aspektbildende Beweidungsspuren (Taf. I, 8). Unzweifelhaft wird die Reproduktion seltener kanarischer Endemismen unter den Wildpflanzen durch Fraß von Ziegen und Kaninchen bedroht; so ist zur Sicherung des Überlebens z. B. der Drachenbaum-Felspopulationen der Ausschluß dieser Pflanzenfresser notwendig. Die Karte ist unvollständig, doch verdeutlicht sie bereits den möglichen Einfluß der Pflanzenfresser auf die endemische Vegetation.

Tabelle 1: Einige Nahrungspflanzen von Kanareneidechsen (*Gallotia* sp.) nach Angaben verschiedener Autoren.

Eidechsenart	Wildpflanzen	Kulturpflanzen	Autor
Gallotia galloti	*Plocama pendula* *Tolpis* sp. *Ilex canariensis* *Isoplexis canariensis* *Euphorbia regis-jubae* *Kleinia neriifolia*	*Lycopersicon lycopersicon* *Vitis vinifera* *Ficus carica* *Myoporum laetum*	(1)
	Schizogyne sericea	*Opuntia ficusindica* *Opuntia tuna*	(5)
	Euphorbia balsamifera		(6)
Gallotia atlantica	*Launaea arborescens*		(2)
Gallotia stehlini	*Plocama pendula*	Tomaten	(2)
	Euphorbia obtusifolia	*Opuntia ficusindica*	(3)
Gallotia simonyi	*Kleinia neriifolia* *Lavandula canariensis*		(4)

(1) Barquín Diez & Wildpret de la Torre (1975), Barquín Diez (briefl. 1985)
(2) Krefft (1950)
(2) Krefft (1950)
(3) Steindachner (1891)
(4) Martínez Rica (1982)
(5) Bischoff, Nettmann & Rykena (1979)
(6) Molina Borja (1981)

II. Tinerfenische Areale kanarischer Wildpflanzen, die Nahrung für Eidechsen (*Gallotia galloti*) bieten können

Pflanzen stellen einen wesentlichen Nahrungsbestandteil für die kanarischen Eidechsen des endemischen Genus *Gallotia* dar (Barquín Diez & Wildpret de la Torre 1975). Über Bedeutung und Anteil der verschiedenen Pflanzenarten ist bisher wenig bekannt; eine Zusammenfassung des Bekannten enthält Tabelle 1. Sie enthält Angaben von allen Inseln; über Tenerife liegen nur wenige Angaben vor. Einige der erwähnten Pflanzen sind auf Taf. II kartiert.

Kleinia neriifolia (Taf. II, 9). Das ringförmige Areal von *Kleinia neriifolia* (Asteraceae) schmiegt sich in der Nordabdachung schmal und eng an die Küste an und verbreitert sich im SW- und SE-Gehänge. Teno- und Anaga-Gebirge werden stark durchdrungen. Über 1000 m gibt es nur noch wenige Fundorte, die alle im insulären Passat-Lee liegen. *Kleinia neriifolia* ist im küstennächsten Streifen zwischen der Südspitze Tenerifes und dem Gitterquadrat L9 extrem selten, sie kommt also nicht im gesamten Areal von *Gallotia galloti* vor.

Euphorbia regis-jubae (Taf. II, 10). Diese nicht-sukkulente Strauch-Wolfsmilch (Euphorbiaceae) ist wie *Kleinia neriifolia* eine Charakterpflanze der Wolfsmilchstufe. E. Barquín Diez (briefl. 1985) stellte fest, daß Eidechsen (*Gallotia galloti*) regelmäßig die trockenen Früchte dieser Art fressen. Teile der ungiftigen *Euphorbia balsamifera* werden nach Molina Borja (1981) von *G. galloti* auf Tenerife gefressen. Steindachner (1891) gibt *Euphorbia obtusifolia* als Nahrung von *G. stehlini* auf Gran Canaria an. Beobachtungen von Tenerife liegen darüber nicht vor. Sowohl *Euphorbia obtusifolia* als auch *Euphorbia regis-jubae* gelten als giftig.

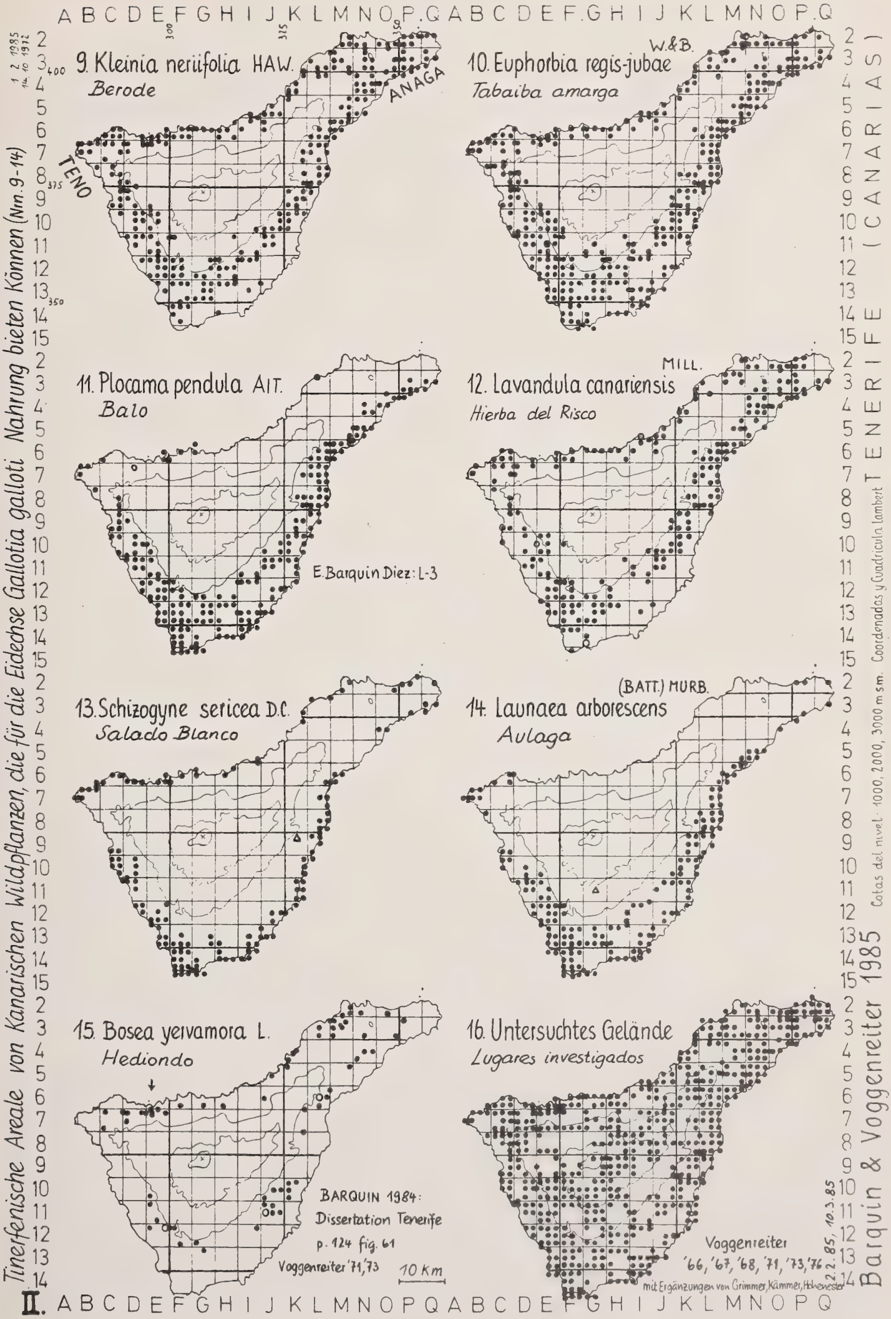
Plocama pendula (Taf. II, 11). Diese verholzte Rubiacee ist an den leeseitigen Küstenstrichen von Tenerife oft aspektbildend verbreitet. Die Blätter, dünne, nadelartige Assimilationsorgane, hängen stark herab; zur Zeit der Fruchtreife beugen sich die dünnen Zweige unter der Last der glasig-weißen Beeren. Die reichlich Wasser enthaltenden Beeren werden gern von Eidechsen gefressen, die ihrerseits zur Samenverbreitung der Pflanze beitragen (Barquín & Wildpret 1975). Plocama pendula wächst auf Tenerife fast nur im Insel-Lee (Taf. II, 11). Dementsprechend steht diese Nahrung den Eidechsen der Hochgebirge und der Nordabhänge nicht zur Verfügung. E. Barquín Diez weist auf ein arealgeographisch wichtiges Vorkommen von *Plocama pendula* in L3MN hin; gerade an dieser Stelle (La Barranquera) existiert eine interessante Eidechsenpopulation, die nicht mit typischen *Gallotia g. eisentrauti* übereinstimmt: „Población de color negro! Sobre coladas negras en la orilla del mar” (Barquín Diez briefl., 23. 2. 1985).

Lavandula canariensis (Taf. II, 12). Der Kanarische Lavendel (Lamiaceae) soll nach Beobachtungen von Martinez Rica (1982) den Eidechsen Nahrung bieten (Blüten?). *Lavandula canariensis* (=*L. abrotanoides*) hat ein Areal, das demselben Typ angehört wie *Kleinia neriifolia.*

Schizogyne sericea (Taf. II, 13). Ein etwas „salzliebender” Compositen-Zwergstrauch der Küstenstufe mit silbrig-seidigen Blättern und Zweigen. Er kommt wie *Kleinia neriifolia* ringförmig um Tenerife vor, distanziert sich aber von küstenferneren, steileren Gehängen. *Schizogyne sericea* ist charakteristisch für den landschaftsökologischen Raum der Litoralstufe.

Launaea arborescens (Taf. II, 14). Der Kameldorn, eine Asteracee, hat denselben Verbreitungstyp wie *Plocama pendula.* Die Blüten und Blätter von *Launaea arborescens* werden nach Beobachtungen von Krefft (1950) auf Fuerteventura von Eidechsen gefressen: „Vor allem war es hier wieder *Zollikoferia* (= *Launaea arborescens*), deren kleine gelbe Korbblüten mit Vorliebe gefressen wurden, . . .”

Bosea yervamora (Taf. II, 15). Der rotbeerige Felsenstrauch (Amaranthaceae) wächst praktisch nirgends auf flachem Lande, sondern fast immer in Felswänden. Hier dürften seine Beeren nicht unmittelbar den Eidechsen erreichbar sein, jedoch könnten auf den Boden der Barrancos gefallene Beeren aufgenommen werden.

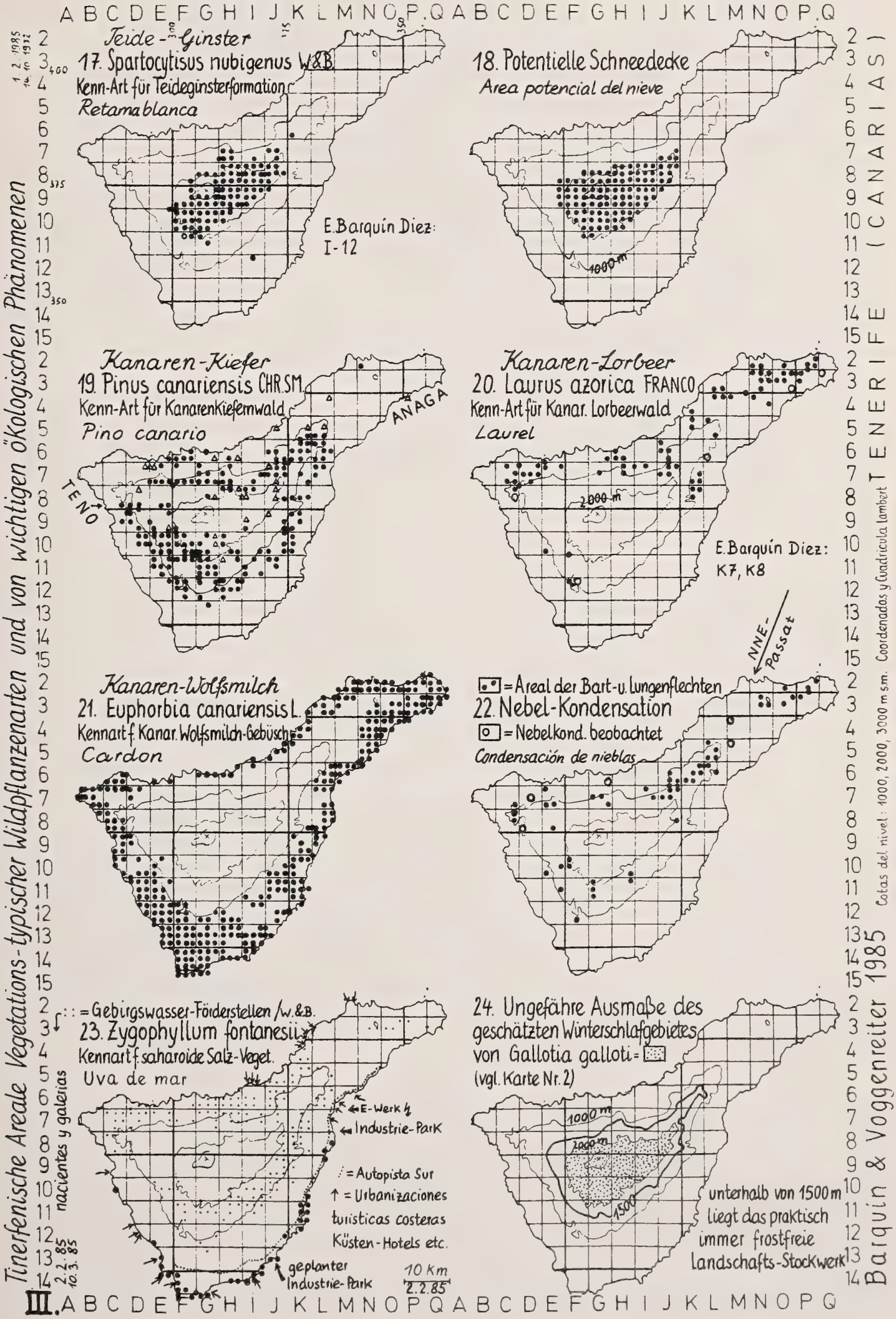

Tinerfenische Areale von Kanarischen Wildpflanzen, die für die Eidechse Gallotia galloti Nahrung bieten können (Nrn. 9-14)
TENERIFE (CANARIAS)
Cotas del nivel: 1000, 2000, 3000 m s.m. Coordenadas y Cuadrícula Lambert
Barquin & Voggenreiter 1985
II.
A B C D E F G H I J K L M N O P Q A B C D E F G H I J K L M N O P Q
1.2.1985
14.10.1972
9. Kleinia neriifolia HAW.
Berode
ANAGA
TENO
10. Euphorbia regis-jubae W.&B.
Tabaiba amarga
11. Plocama pendula AIT.
Balo
E. Barquin Diez: L-3
12. Lavandula canariensis MILL.
Hierba del Risco
13. Schizogyne sericea D.C.
Salado Blanco
14. Launaea arborescens (BATT.) MURB.
Aulaga
15. Bosea yervamora L.
Hediondo
BARQUIN 1984:
Dissertation Tenerife
p. 124 fig. 61
Voggenreiter '71,'73
10 Km
16. Untersuchtes Gelände
Lugares investigados
Voggenreiter '66,'67,'68,'71,'73,'76
mit Ergänzungen von Grimmer, Kämmer, Hohenester
22.2.85, 10.3.85

III. Tinerfenische Areale vegetations-typischer Wildpflanzenarten und wichtiger ökologischer Phänomene

Spartocytisus nubigenus (Taf. III, 17). Kennart (Fabaceae) der landschaftsbeherrschenden Teideginster-Formation im Hochgebirge von Tenerife zwischen 2000 und 3100 m Höhe. *Spartocytisus* ist als Pflanzenart und als Formation (Retamar) ein landschaftsökologischer Indikator für Frost- und Schneeeinwirkung (vgl. III, 17, 18, 24, und Höllermann 1982). Verbreitungspunkte im Randbereich stellen Einzelvorkommen oder Kleinbestände dar, die in tiefen, kaltluftbeeinflußten Barrancos herabsteigen. (Barquín beobachtete sogar noch in I12MN „abgeschwemmte" Vorkommen). In Karte 17 ist schätzungsweise 90 % des wirklichen Areals erfaßt. Von *Spartocytisus* ernährt sich offenbar eine Hochgebirgspopulation von Ödland-Heuschrecken, die zeitweise massenhaft auf der Teerstraße der Cumbre de Izaña überfahren werden. Diese Heuschrecken können bis an die Obergrenze von *Spartocytisus nubigenus* gehen, wo sie vielleicht eine wichtige Nahrungsquelle für Eidechsen bilden, z. B. im Pico-Viejo/Pico de Teide-Massiv (W. Bings, mündl.).

Potentielle Schneedecke (Taf. III, 18). Schneedecken bilden sich oft mehrmals im Winter und Frühjahr in den Hochlagen von Tenerife; sie verlieren in den Randzonen durch Abtauen und Verdunsten oft innerhalb eines Tages rasch an Substanz. In Karte 18 wird die geschätzte mittlere Untergrenze durch den Arealrand markiert; Grundlage dafür bilden die beobachteten Schneefälle vom 9. bis 12. 3. 1971. Die mit ziemlicher Regelmäßigkeit auftretenden Schneedecken spielen eine wichtige Rolle für Tier- und Pflanzenleben der Hochgebirgsstufe (vgl. I, 1—5, II, 9—15, III, 19—21).

Pinus canariensis (Taf. III, 19). Die Kanarenkiefer bildet von Natur aus lichte Wälder, deren ehemalige Untergrenze weit in die heutige Kulturlandschaft des Insel-Lees herabreichte (ca. 400 bis 500 m, vereinzelt bis 350 m im Südostgehänge). Im Gebiet tief hinabreichender Lavaströme steigt die Kanarenkiefer im Nordgehänge (D7, E7, F7, G7) durch den dort unterbrochenen Lorbeerwald hindurch bis fast an die Küste hinab (vgl. Karte 20 in Kämmer 1974). Karte 19 stellt summarisch das bekannte Vorkommen ursprünglicher und standortgemässer Kanarenkiefern (alte, nicht gepflanzte Bestände, Felskiefern in unzugänglichen Felsabstürzen, Kiefernbestände mit mäßigem waldbaulichen Einfluß auf ursprünglichem Standort) dar, anderenteils zeigt sie das Ausmaß der ehemaligen Verteilung des Kiefernwaldes, der bis kurz vor der Conquista keine größeren Arealeinbußen erlitten hatte. In den alten Basaltmassiven Teno und Anaga gibt es je ein isoliertes Vorkommen (Teno: Roque Blanco, C8SE; Anaga: Roque de los Pinos, N2SW, nach Barquín Diez, briefl., kein Reliktvorkommen). Kanarenkiefernwald, also die natürliche Formation von *Pinus canariensis*, ist der landschaftsökologische Indikator für die vom Nordostpassat nicht so stark beeinflußte bzw. im Schwankungsbereich der warm-trockenen Inversionsschicht liegenden Höhenstufe.


Teide-Ginster
17. Spartocytisus nubigenus W&B.
Kenn-Art für Teideginsterformation
Retama blanca
E. Barquín Diez: I-12
18. Potentielle Schneedecke
Area potencial del nieve
1000 m
Kanaren-Kiefer
19. Pinus canariensis CHR.SM.
Kenn-Art für Kanarenkiefernwald
Pino canario
ANAGA
TENO
Kanaren-Lorbeer
20. Laurus azorica FRANCO
Kenn-Art für Kanar. Lorbeerwald
Laurel
2000 m
E. Barquín Diez: K7, K8
NNE-Passat
Kanaren-Wolfsmilch
21. Euphorbia canariensis L.
Kennart f. Kanar. Wolfsmilch-Gebüsch
Cardon
▣ = Areal der Bart- u. Lungenflechten
22. Nebel-Kondensation
◎ = Nebelkond. beobachtet
Condensación de nieblas
: : = Gebirgswasser-Förderstellen /W.&B.
23. Zygophyllum fontanesii
Kennart f. saharoide Salz-Veget.
Uva de mar
E-Werk
Industrie-Park
: = Autopista Sur
↑ = Urbanizaciones turísticas costeras
Küsten-Hotels etc.
geplanter Industrie-Park
10 Km
2.2.85
nacientes y galerías
2.2.85
10.3.85
24. Ungefähre Ausmaße des geschätzten Winterschlafgebietes von Gallotia galloti = ▨
(vgl. Karte Nr. 2)
1000 m
2000 m
1500
unterhalb von 1500 m liegt das praktisch immer frostfreie Landschafts-Stockwerk
1.2.1985
14.10.1982
A B C D E F G H I J K L M N O P Q
2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15
TENERIFE (CANARIAS)
Cotas del nivel: 1000, 2000, 3000 m s.m. Coordenados y Cuadrícula lambert
Barquín & Voggenreiter 1985

III. Tinerfenische Areale Vegetations-typischer Wildpflanzenarten und von wichtigen ökologischen Phänomenen

Laurus azorica (Taf. III, 20). Der Kanarische Lorbeerwald enthält den höchsten Prozentsatz der „makaronesischen Elemente" der Kanaren-Fauna (Machado Carillo 1976). *Laurus azorica* als eine Kennart des Lorbeerwaldes hat auf Tenerife eine stark Passat-beeinflußte, fast ganz auf das Nordgehänge beschränkte Verbreitung; die sich aus dem geschlossenen Arealteil absondernden Vorkommen in den Gitternetz-Positionen E10SW, F10/11W, F12NW (und F12MN?) sind zugleich Lorbeerwald-Relikte, die eine ehemals weitergehende Erstreckung anzeigen. So scheint es lohnend, der Verbreitung lorbeerwaldgebundener Insekten auch im Bereich des Barranco de Erques (F10/11W), Bco. de Guaria-Niagara (E10SW) und Bco. del Infierno (F12NW) nachzugehen, alles Orte, an denen *Laurus azorica* gefunden wurde. *Erinaceus algirus* meidet vermutlich den dichten Lorbeerwald (vgl. Taf. I, 5); auch *Gallotia galloti* wurde in dichter, intakter Laurisilva niemals angetroffen (Taf. I, 2).

Euphorbia canariensis (Taf. III, 21). Die Kandelabereuphorbie, der „Cardon" der Kanarier, läßt sich leicht an ihren dicken, fünfkantigen Armen, dem (giftigen) Milchsaft und ihren Doppelstacheln erkennen. Die oft zentnerschwere Individuen besitzende Art sollte trotz ihrer großen Menge (die Zahl großer Individuen ist erstaunlich klein) vollkommen unter Schutz gestellt werden. Sie ist ein außerordentliches Charakteristikum der Kanarischen Landschaft der warmen Tiefenstufe, vor allem der Leeseite von Tenerife. Große Exemplare hemmen an ihrer Wuchsstelle die Bodenerosion wirkungsvoll und bieten einem grossen Teil weiterer Wildpflanzenarten Schutz vor Ziegenfraß. Diese Pflanzengesellschaften bieten auch vielen Kleintieren Schutz und Unterkunft und sind daher für die wildlebende Fauna von großer Bedeutung (Abb. 2). *Euphorbia canariensis* „is a cactus-like plant of multiple arms that dominates tourist views in arid and semiarid localities. But clumps of it also constitute miniature ecosystems that could be of extraordinary value in environmental education classes, scientific field trips, or national park nature trails"(Sutton 1976: 482). *Euphorbia canariensis* ist landschaftsaspektbildende Kennart des Kanarischen Wolfsmilchgebüsches und ist damit Indikatorart für die trocken-warme, frostfreie kanarische Tiefland-Stufe. Die Gebiete der Nebelkondensation meidet sie vollständig, wie die folgende Karte zeigt (III, 22). In Intensiv-Weidegebieten wird auch heute noch die ökologisch verheerende Brandrodung betrieben (vgl. Voggenreiter 1974), die zusammen mit Huftritt und Verbiß durch Ziegenherden furchtbare Bodenerosion nach sich zieht.

Passatnebel-Kondensation (Taf. III, 22). Diese Karte zeigt die Verbreitung eines Naturphänomens, das die Insel auch in regenarmen Zeiten mit Wasser versorgt, welches durch Vegetation aus dem ziehenden Wolkennebel herausgefiltert wird (vgl. Kämmer 1974). Nebelkondensation ist typisch für den Bereich des Lorbeerwaldes (Grenzen in Abb. 1). Nebelkondensationslandschaften haben immergrünen Laubwald (Laurisilva) und Übergänge zum *Erica arborea*-Kiefernwald als typische natürliche Vegetationsausstattung. Sie bilden wohl für die thermophile Fauna (z. B. Eidechsen, Insekten) Ausbreitungsschranken. Die an Feuch-

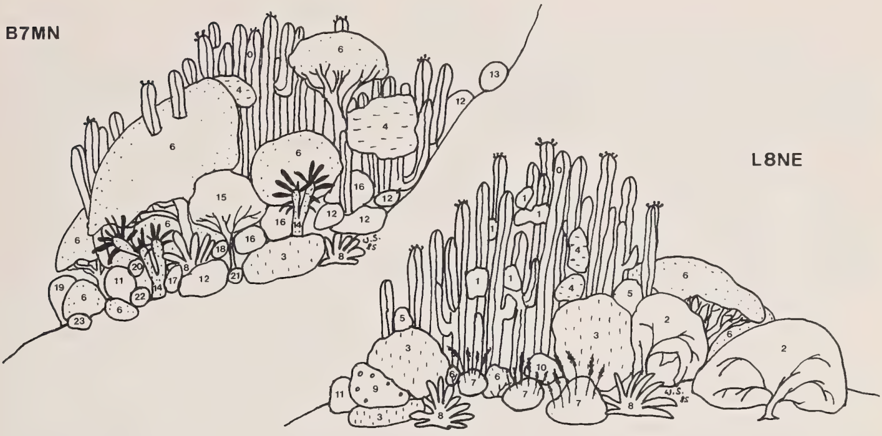


Abb. 2: Pflanzenarten, die in, unter und unmittelbar am Rande großer Einzelexemplare von *Euphorbia canariensis* L. wachsen. Floristische Aufnahme und Abbildungen von W. Schulte 1982.

	Teno Bajo (Pta Morro del Diablo) ca. 120 m B 7 MN	Malpais de Guimar (Pta. Entrada) ca. 20 m. ü. M. L 8 NE
0 *Euphorbia canariensis*	+	+
1 *Periploca laevigata*		+
2 *Plocama pendula*		+
3 *Neochamaelea pulverulenta*	+	+
4 *Rubia fruticosa*	+	+
5 *Asparagus arborescens*		+
6 *Euphorbia balsamifera*	+	+
7 *Lavandula multifida canariensis*		+
8 *Scilla haemorrhoidalis*	+	+
9 *Schizogyne sericea*		+
10 *Hyparrhenia hirta*		+
11 *Launaea arborescens*	+	+
12 *Argyranthemum frutescens*	+	
13 *Astydamia latifolia*	+	
14 *Kleinia neriifolia*	+	
15 *Euphorbia regis-jubae*	+	
16 *Asparagus umbellatus*	+	
17 *Cuscuta planiflora* auf *Scilla haemorrhoidalis* und *Kleinia neriifolia*	+	
18 *Limonium pectinatum*	+	
19 *Centaurea canariensis* var. *subexpinnata*	+	
20 *Ceropegia dichotoma*	+	
21 Apiacee	+	
22 Apiacee	+	
23 Apiacee	+	

tigkeit gebundenen Amphibien finden in von Nebelkondensation beeinflußten Landschaftsteilen durchaus geeignete natürliche Laichgewässer vor: so wurde 1966 von E. Zimmermann ein Pärchen *Hyla meridionalis* in einem Bachtümpel des *Arbutus canariensis*-Lorbeerwaldes im Teno-Gebirge (oberhalb Los Silos, C7ME) beobachtet und fotografiert. Ein Jahr später fiel dieser unersetzliche Lorbeerwald den Motorsägen zum Opfer. Straßen können selbst auf der Cumbre de Anaga, einem Schwerpunkt der Nebelkondensation, eidechsengerechte mikroklimatische Veränderungen hervorrufen; verschiedentlich wurde ein Eindringen von Eidechsen entlang der Straßen in den triefend nassen Lorbeerwaldbereichen beobachtet.

Zygophyllum fontanesii (Taf. III, 23). Das Areal dieser salzresistenten, blattsukkulenten Pflanze (Zygophyllaceae) schmiegt sich eng an die südlichsten Meeresküsten im insulären Passat-Lee von Tenerife an. Sie ist eine Kennart saharoider Vegetations- und Landschaftsverhältnisse. In diesem Gebiet regnet es im langjährigen Durchschnitt kaum mehr als 150 bis 200 mm Niederschlag pro Jahr, die Sonne brennt meist unbarmherzig auf die nur schwach von Meeres- und Passatwinden gekühlte Landschaft, die von der Brandungszone herangewehten Salzstaub empfängt. Dieser extreme Lebensraum wird von den meisten Tierarten gemieden, beherbergt aber eine spezielle, an die saharoiden Verhältnisse angepaßte Fauna. Auch *Gallotia galloti* und *Erinaceus algirus* dringen in diese Zone ein.
Dieser durch *Zygophyllum fontanesii* gekennzeichnete Landschaftsraum ist durch den Druck der Küsten-Urbanisation arg in Mitleidenschaft gezogen worden (Hotels, Ferienhäuser, Restaurants, Parkplätze, Industrieanlagen, Badebecken, Abfallplätze, Tritteinwirkung) und wird von der Landseite her durch Bananenplantagen eingekreist. Es gilt, auch an der Küste den Ausverkauf der Natur zu stoppen!

Danksagung. Diese Arbeit wurde mir durch anregende Gespräche mit meinem Freund Dr. Rainer Hutterer (Bonn) sehr erleichtert; meinem kanarischen Freud Dr. Eduardo Barquín Diez (La Laguna) verdanke ich wesentliche Impulse und Daten für die gemeinsame Verwirklichlung der Feinkartierung der Flora von Tenerife. Meinem Freund Falk Grimmer (Nürnberg) verdanke ich Beobachtungsdaten und Bestimmungshilfe für die Ansprache der Vogelarten. Mit Herrn Werner Bings (Bonn) durfte ich einige wesentliche Gesichtspunkte seiner Eidechsenbeobachtungen diskutieren. Herrn Dr. A. Hohenester (Erlangen) und seiner Exkursionsgruppe verdanke ich außer der Einführung in die kanarische Flora und Vegetation floristische Beobachtungsdaten und Hinweise auf Reptilienvorkommen; mit meinem kanarischen Freund Antonio Machado Carillo (La Laguna) konnte ich in Bonn ausführlich über den Fortschritt des Naturschutzes auf den Kanarischen Inseln diskutieren. Von Dankwart Ludwig (Bochum) erhielt ich freundlicherweise das erste Exemplar seiner neuen Flora von Tenerife; Dr. Wolfgang Schulte (Bonn), der die *Euphorbia canariensis*-Gesellschaften zeichnete, und D. Ludwig vermittelten mir zahlreiche neue Fundortdaten. Allen Genannten sei an dieser Stelle gedankt.

Summary

A new refined series of distribution maps of plant and animal species on Tenerife (Canary Islands) demonstrates ecological connections between animals, plants, and the ecological differentiation of the landscape. A large field of interdisciplinary ecological research is shown.

Resumen

Se presenta una cartografía mejorada (más exacta — refinada) de los areales de especies seleccionadas de animales y plantas silvestres de la Isla de Tenerife (Canarias). Se intenta de demonstrar conexiones ecológicas entre animales, plantas y la diferenciación ecológica de Tenerife y algunos puntos de la investigación integrada — interdisciplinar.

Literatur

Amigo de Lara, J. & J. La Roche Izquierdo (1961): Plan de obras hidráulicas de la Isla de Tenerife. — 123 S., 6 Karten, Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife.

Bacallado, J.J. (1976): Notas sobre la distribución y evolución de la avifauna canaria. — In Kunkel: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 413—431. — W. Junk, The Hague.

Bannerman, D.A. (1963): Birds of the Atlantic Islands, Vol. I. — Oliver & Boyd, Edinburgh & London.

Barquín, E. & W. Wildpret de la Torre (1975): Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. — Vieraea 5: 38—60.

Baraquín Diez, E. (1984): Matorrales de la transición entre el piso basal y el montano de la Isla de Tenerife, Canarias. — 268 pp. Tesis (ined.) Dept. Botanica, Univ. La Laguna, Tenerife.

Bings, W.(1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16: 203—214.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

—, H.K. Nettmann & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15: 158—175.

Buttler, H. & D. Ludwig (1982): Bericht über die Botanische Exkursion nach Teneriffa vom 11. 3. bis 25. 3. 1982. — 58 S., Abt. Spez. Botanik, Ruhr-Univ. Bochum.

Cyrén, O. (1936): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makaronesiens. — Göteborgs Kungl. Vet. Vitt.-Samh. Handl. (5B) 4: 1—64.

Diego Cuscoy, L. (1968): Los Guanches. — Publ. Mus. Arqueol. Santa Cruz de Tenerife 7, 280 S.

Höllermann, P. (1982): Studien zur aktuellen Morphodynamik und Geoökologie der Kanareninseln Teneriffa und Fuerteventura. — Abh. Akad. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., 3. Folge, Nr. 34, 406 S., 35 Fotos, 1 Karte.

Hutterer, R. (1983): Über den Igel (*Erinaceus algirus*) der Kanarischen Inseln. — Z. Säugetierkde 48: 257—265.

Kämmer, F. (1974): Klima und Vegetation auf Tenerife, besonders im Hinblick auf den Nebelniederschlag. — Scripta Geobotanica, 78 S., Göttingen.

— (1982): Beiträge zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira-Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenschwundes in Makaronesien. — 179 S., Selbstverlag, Freiburg.

Klemmer, K. (1976): The amphibia and reptilia of the Canary Islands. — In Kunkel: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433—456. — W. Junk, The Hague.

Krefft, G. (1950): Beiträge zur Kenntnis der kanarischen Echsenfauna. — Zool. Anz. (Ergänzungsbd.) 145: 426—444.

Ludwig, D. (1984): Die Gefäßpflanzenflora der Kanareninsel Tenerife. — 604 S., 25 Taf., Diplomarbeit, Abt. Spez. Botanik, Ruhr-Universität Bochum.

Machado Carillo, A. (1976): Introduction to a faunal study of the Canary Islands' Laurisilva, with special reference to the ground beetles (Coleoptera, Caraboidea). — In G. Kunkel: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 347—411. — W. Junk, The Hague.

Mapa de la Isla de Tenerife 1:100000. — Cabildo Insular de Tenerife 1980.

Mapa Topografico Nacional de España 1:50000, Tenerife. — Inst. Geogr. y Catastral Madrid 1968.

Martínez Rica, J.P. (1982): Primeros datos sobre la población de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steind.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia 2: 369—380.

Molina Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria — Lacertidae). — Donana, Acta Vert. 8: 43—78.

Pérez-Chacón Espino, E. & C. Suárez Rodríguez (1984): Caracterización de las principales unidades vegetales de la cuenca Tejeda-La Aldea (Gran Canaria). — Botanica Macaronesica 11: 45—104.

Santos Guerra, A. & M. Fernandez Galvan (1977): Vegetación del Macizo de Teno. Datos para su conservación. — Proc. II Congr. Flora Macaronesia, 385—424; Funchal, Madeira.

Schneider, H. (1981): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln (Amphibia: Salientia: Hylidae). — Salamandra 17: 119—129.

Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. Hofmus. Wien 6: 287—306.

Sutton, M. (1976): Conservation of fragile ecosystems in the Canary Islands. — In G. Kunkel: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 479—483. — W. Junk, The Hague.

Voggenreiter, V. (1972): *Euphorbia canariensis* L. auf Tenerife. Eine pflanzengeographische Kartierung. — Cuad. Bot. Canaria 14/15: 31—35.

— (1974): Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetation der Kanareninsel Tenerife (Anhang: Vergleiche mit La Palma und Gran Canaria) als Grundlage für den Naturschutz. — Dissertationes Botanicae 26, 718 S. J. Cramer, Lehre.

— (1975): Vertikalverbreitung der natürlichen und introduzierten Flora in der zentralen SW-Abdachung von Tenerife (mit Beispielen von Vegetationstypen). — Monogr. Biol. Canar. 6, 47 S. Las Palmas de Gran Canaria.

Dr. Volker Voggenreiter, Endenicher Allee 100, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 277—286	Bonn, Oktober 1985

Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*)

von

Hans Schneider

Die Gliederung der palaearktischen Hyla-Arten galt lange als sehr einheitlich. Danach schien es so, daß die Art *H. arborea* ein ungewöhnlich großes Verbreitungsgebiet hat. Mertens und Wermuth betonten 1960, daß *Hyla* in Europa nur mit einer Art vertreten ist, die in 6 Unterarten gegliedert ist, darunter auch der Mittelmeer-Laubfrosch. Der Laubfrosch im Nahen Osten wurde von Audouin (1827) zwar als eigene Art begründet, später aber ebenfalls als Unterart von *H. arborea* eingestuft. Selbst der Laubfrosch in Japan und benachbarten Gebieten galt lange als Unterart von *H. arborea.*

Sowohl im östlichen als auch im westlichen Teil des Verbreitungsgebietes haben sich in der Zwischenzeit Veränderungen der taxonomischen Gliederung der Laubfrösche ergeben. Im Fernen Osten erwies sich *H. japonica* als eigenständige Art, ferner kommen zwei weitere Arten vor: *H. tsinlingensis* Liu & Hu, 1966 und *H. suweonensis* Kuramoto, 1980. Ebenso erhielt der Laubfrosch des Nahen Ostens, *H. savignyi,* aufgrund von Verhaltensuntersuchungen den Status einer Art (Brzoska et al. 1982; Schneider et al. 1984).

Auch der Mittelmeer-Laubfrosch, *H. meridionalis,* ist eine gute Art. Die Abgrenzung des Mittelmeer-Laubfrosches gegenüber *H. arborea* ergab sich vornehmlich durch die vergleichende Untersuchung der Paarungsrufe, die sehr spezifisch und daher auch ein wertvolles taxonomisches Hilfsmittel sind (Schneider 1967, 1968, 1977, 1978). Die ursprüngliche Zuordnung des Mittelmeer-Laubfrosches als Unterart, *H. a. meridionalis,* begründete Boettger, der 1874 einige Tiere von Teneriffa untersuchte. Bald nach Boettger arbeitete Héron-Royer (1884) erneut über den Mittelmeer-Laubfrosch. Er war durch den andersartigen Ruf auf ihn aufmerksam geworden und nannte ihn *H. barytonus. H. meridionalis* ist außer auf den Kanaren in Süd- und Westfrankreich, Nordafrika und auf den Balearen beheimatet. So ist der Name Mittelmeer-Laubfrosch berechtigt, für die Tiere der Kanaren ist er allerdings nicht sehr treffend. 1982 führte daher Schneider die Bezeichnung Kanarischer Laubfrosch für sie ein.

Ausgehend von der Untersuchung der Rufe und des Rufverhaltens von *H. meridionalis* der Camargue (Schneider 1968), war es angezeigt, den Laubfrosch der Kanarischen Inseln selbst zu untersuchen, da Tiere von dort die Grundlage für die erste Beschreibung bildeten. Die Arbeiten begannen 1975 und zogen sich bis in die jüngste Zeit hin; Arbeitsplatz war ein künstlicher Wasserspeicher in Punta del Hidalgo im Nordosten Teneriffas, der eine große Laubfrosch-Population beherbergte.

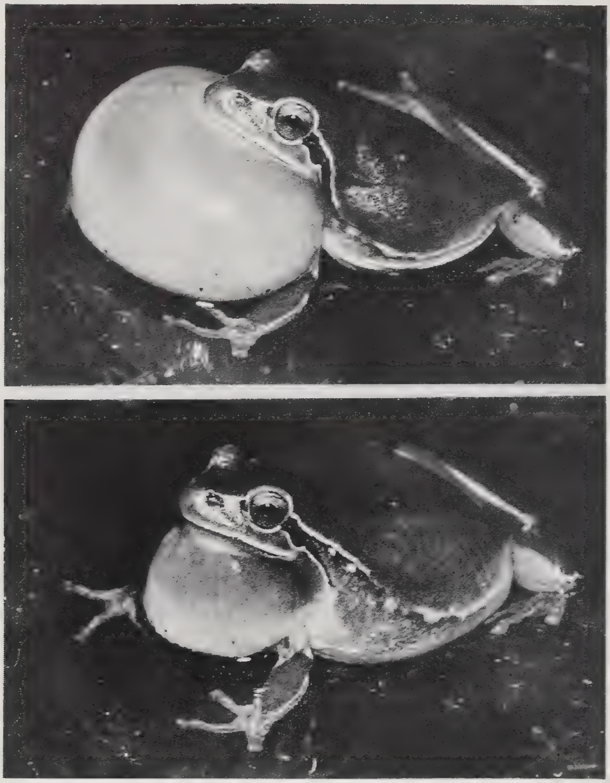


Abb. 1. Rufendes Laubfrosch-Männchen kurz vor Abschluß eines Paarungsrufs (oben) und in der Pause zwischen Rufen (unten).

1. Rufverhalten

Wegen der milden Temperaturen beginnt die Rufperiode bereits im Dezember und erstreckt sich bis weit in den März hinein. Die untere Rufschwelle liegt bei ca. 12,5 ° C, die obere bei ca. 24,5 ° C Lufttemperatur. Während der Beobachtungszeiten sank die Lufttemperatur nie unter die untere Rufschwelle ab, so daß die Laubfrösche täglich riefen. Die rufenden Männchen sitzen zum größten Teil im flachen Uferbereich, so daß der Körper nur wenig in das Wasser eintaucht.

Seltener halten sich Männchen an Pflanzen oder schwimmenden Objekten fest. Die rufenden Männchen haben den Körper leicht aufgerichtet und eine beträchtliche Menge Luft aufgenommen. Während der Intervalle zwischen den Rufen ist der Körper maximal aufgebläht, am Ende eines Rufes jeweils die einzelne, kehlständige Schallblase (Abb. 1). Stets ist der exspiratorische, zur Schallblase gerichtete Luftstrom schallproduzierend, während nach einem Ruf die Luft stimmlos in die Lungen zurück fließt, allerdings bleibt auch zwischen den Rufen die Schallblase noch zum Teil mit Luft gefüllt.

Haben die rufenden Männchen nach der Anwanderung ihre Rufplätze gewählt, behalten sie diese vielfach bis zum Ende der täglichen Rufphase bei. Die rufenden Männchen sind oft nur 5—8 cm voneinander entfernt. Der Gedanke drängt sich auf, daß dies durch die große Populationsdichte bedingt ist, aber auch in anderen Gewässern verhalten sich die Laubfrösche so. Dadurch unterscheiden sich die Laubfrösche Teneriffas von den Mittelmeer-Laubfröschen der Camargue und noch mehr von den mitteleuropäischen Laubfröschen, *H. a. arborea,* die beim Rufen Abstände von 30—50 cm einhalten. Beim Laubfrosch der Kanaren sind Revierrufe daher selten und gewöhnlich nur zu Beginn der abendlichen Rufphasen zu hören, wenn die Männchen ihre Rufplätze noch nicht endgültig eingenommen haben.

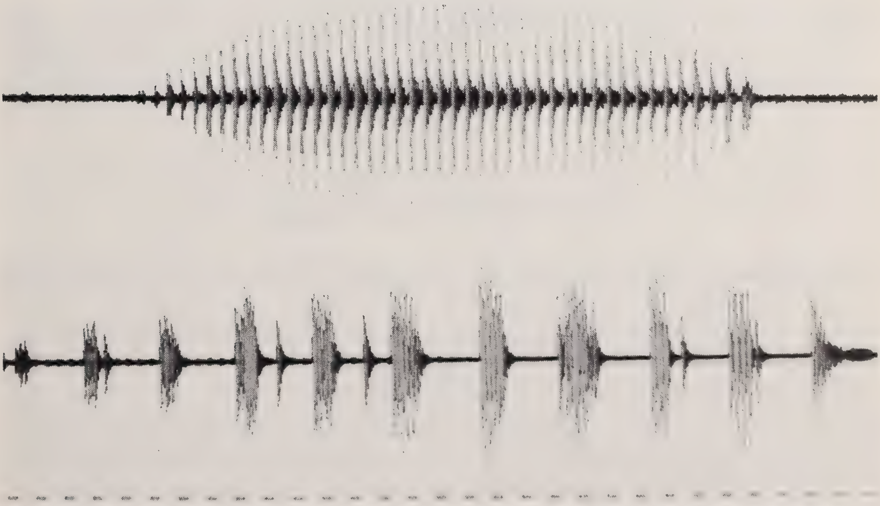


Abb. 2, 3. Oszillogramme eines Paarungsrufs bei 14 °C (Abb. 2, oben) und eines Revierrufs bei 16,75 °C Lufttemperatur (Abb. 3, unten). Zeitmarke 50 Hz.

2. Die Rufe

a) Der Paarungsruf

Die Grundeinheiten der Paarungsrufe sind stark gedämpfte Impulse, die in Serie abgegeben werden und zu Rufen geordnet sind (Abb. 2). Die Anzahl der Impulse pro Ruf variiert im Mittel zwischen 42,6 bei 12,5 ° C und 37,2 bei 24 ° C. Im Spektrogramm der Rufe sind die Tonhöhen mit 1000 Hz und 2000—3000 Hz stark mit Energie besetzt.

Bei Temperaturanstieg nimmt die Wiederholungsrate der Rufe zu, da die Dauer der Rufe, die Anzahl der Impulse pro Ruf und die Intervalle zwischen den Rufen abnehmen. Für ein einzelnes Laubfrosch-Männchen gelten die in Tab. 1 genannten Werte.

Tabelle 1. Die Veränderung einiger Rufparameter unter dem Einfluß der Lufttemperatur bei einem einzelnen Laubfrosch. Nach Schneider, 1978.

Variable	Lufttemperatur	
	12,5 ° C	24,5 ° C
Rufe pro 15 s	3,0	13,44
Rufdauer	383,79	270,87
Intervalle zwischen den Rufen	3057,77	1668,53

b) Revierruf

Revierrufe geben die Männchen fast immer in Folgen von 5—10 Rufen ab. Vielfach reagiert ein Männchen mit einem solchen Ruf auf einen Paarungsruf eines anderen, zu nahe sitzenden Artgenossen. Die Abgabe der Revierrufe endet, wenn eines der beiden Tiere — meist ist es der Neuankömmling — einen größeren Abstand einnimmt. Die Revierrufe bestehen ebenfalls aus Impulsen, jedoch ist die Folge langsamer und unregelmäßiger als bei den Paarungsrufen (Abb. 3).

3. Das Fortpflanzungsverhalten

Während der täglichen Rufphase der Männchen wanderten von Land her auch laichbereite Weibchen zu. Ihre Zahl schwankte an den einzelnen Tagen in Abhängigkeit von den Wetterverhältnissen. Bei geringer Paarungsaktivität kamen im Verlauf eines Abends nur 5—6, bei hoher bis zu 15 oder sogar mehr Weibchen. Wanderten viele Weibchen an, war stets auch die Rufaktivität der Männchen hoch. Der genaue Zusammenhang zwischen der wechselnden Paarungsaktivität und den Umweltfaktoren ist zur Zeit noch nicht genau faßbar, sicher ist es nicht allein ein Effekt hoher Temperatur. Die hohe Paarungsaktivität, verbunden mit der Anwanderung von zahlreichen Weibchen hielt meist ein bis zwei Tage an, unmittelbar danach kamen sehr wenige Weibchen, bis wieder ein Höhepunkt der Fortpflanzungsaktivität folgte.

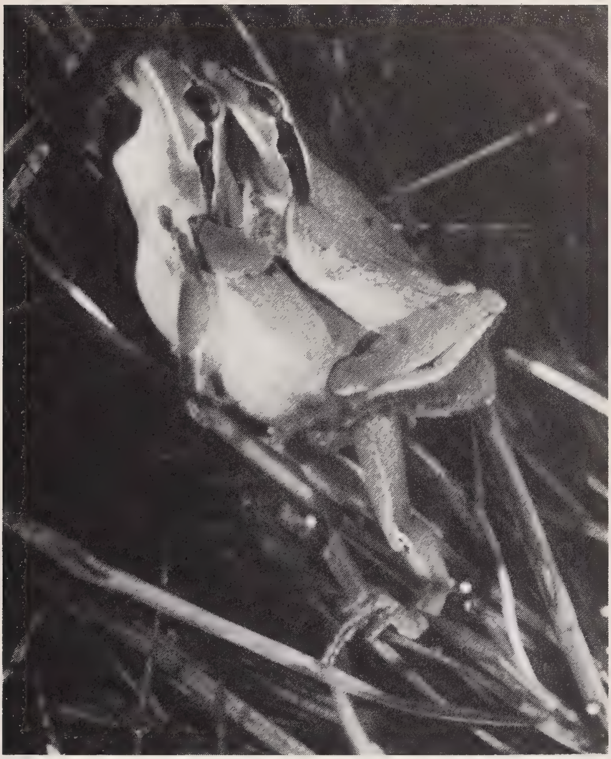


Abb. 4. Laubfrosch-Weibchen bei der Eiabgabe. Das Weibchen hat die Laichstellung eingenommen. Aus Schneider (1981).

Am Ufer oder im flachen Wasser angekommen, blieben die Weibchen in der Regel einige Minuten ruhig sitzen. Dann setzten Orientierungsbewegungen ein, indem sie sich aufrichteten und in verschiedene Richtungen lauschten, schließlich hüpften oder schwammen sie auf ein rufendes Männchen zu, berührten es leicht mit der Schnauze im Bereich der Schulter oder verharrten wenige Zentimeter von ihm entfernt im Wasser. Auf das Antippen folgte augenblicklich der Amplexus. Schwamm ein Weibchen nur in die unmittelbare Nähe eines Männchens, verstrichen einige Sekunden, bis das Männchen reagierte. Nach dem Zustandekommen des Amplexus tauchten die Paare und schwammen in Richtung Seemitte weg, erschienen aber bald wieder an der Wasseroberfläche.

Bei zwei Paaren, bei denen das Ablaichen genauer verfolgt wurde, kam die Paarbildung gegen 21 Uhr zustande, das Ablaichen setzte erst gegen 3.15 Uhr ein und erstreckte sich über 1½ Stunden. In dieser Zeit tauchte jedes Paar 50—60 mal, um jeweils ein Eipaket mit 10—30 Eiern abzusetzen (Schneider 1981; Schneider und Inst. Wiss. Film 1982). Die Eiablage leitete das Weibchen ein, indem es die Laichstellung einnahm. Dabei bog es den Rücken durch, hob den Kopf, streckte die Hinterbeine und ließ aus der Kloake ein Eipaket austreten. Synchron mit der Bewegung des Weibchens streckte sich das umklammernde Männchen, senkte außerdem die Hinterbeine und ließ vermutlich zu diesem Zeitpunkt auch Samenflüssigkeit austreten (Abb. 4).

Nach dem Austritt der Eier aus der Kloake führte das Weibchen mit den Fersen kräftige Wischbewegungen im Bereich der Kloake durch, so daß sich das Eipaket ablöste. Nach den Wischbewegungen blieb das Paar bis zu 15 Sekunden völlig bewegungslos in gekrümmter Stellung sitzen. Danach entspannte sich das Paar, das Weibchen ließ den Pflanzenstengel los, den es mit den Vorderbeinen umklammert hatte, und strebte mit kräftigen Schwimmbewegungen zur Wasseroberfläche. Dort schwamm das Paar kurze Zeit umher und tauchte bald darauf wieder, um in der geschilderten Weise ein neues Eipaket abzusetzen.

4. Die Bedeutung der Paarungsrufe

Nach den Verhaltensbeobachtungen stellte sich die Frage, welche Rolle die Paarungsrufe der Männchen bei der Fortpflanzung spielen. Diese Frage beschäftigte die Verhaltensphysiologen schon lange, vor allem deswegen, weil es nicht gelang, die naheliegende Funktion nachzuweisen, daß durch die Paarungsrufe ablaichbereite Weibchen Männchen ihrer Art finden und aufsuchen können.

Noch 1960 gab Bogert acht mögliche Funktionen für die Paarungsrufe an. Unter anderem meinte er, die Männchen wollen durch das Rufen Energie abgeben oder bei den Paarungsrufen handle es sich um ein stammesgeschichtliches Relikt, das jetzt keine Bedeutung mehr habe. Die Mißerfolge bei der Ermittlung der Funktion der Paarungsrufe waren zum Teil darauf zurückzuführen, daß am Anfang nicht klar war, daß die Weibchen gegebenenfalls nur sehr kurze Zeit auf die Paarungsrufe der Männchen reagieren, nämlich nur in der einen Nacht, in der sie zur Fortpflanzung zum Teich wandern.

Um die akustische Orientierung bei den Weibchen des Laubfrosches der Kanaren nachzuweisen, wurde der Teich im Verlauf eines Abends mehrmals nach Paaren abgesucht und solche Weibchen in den Versuch genommen, die bereits von einem Männchen umklammert waren. Zum Versuch kamen sie in einen Käfig, in dem sie zunächst drei Minuten lang die Schallsignale hörten. Im Abstand von 2 m vom Käfig waren einander gegenüber zwei Lautsprecher aufgestellt, die unterschiedliche Signale abstrahlten. Auf diese Weise war es möglich, nicht nur die anlockende Wirkung der Paarungsrufe festzustellen, sondern es konnten auch unterschiedliche Signale gegeneinander geprüft werden.

Die ersten Versuche führten zwar zu dem Ergebnis, daß die Weibchen zwischen den Paarungsrufen der eigenen Männchen und denen des mitteleuropäischen Laubfrosches unterscheiden können, aber die Fehlerquote war hoch (Gerhardt und Schneider 1980). Das Ergebnis ließ sich gut interpretieren, denn die Weibchen des Laubfrosches der Kanaren benötigen kein differenziertes akustisches Orientierungsvermögen, da es auf den Kanaren nur eine Laubfrosch-Art gibt. Suchen die Weibchen rufende Laubfrösche auf, sind es immer Artgenossen.

Ausgehend von den differenzierten Paarungsrufen befriedigte dieses Ergebnis allerdings nicht, denn die sehr spezifischen Merkmale der Rufe ließen eher ein leistungsfähiges Unterscheidungsvermögen bei den Weibchen erwarten. Das trifft auch zu. Nach der Verbesserung der methodischen Voraussetzungen reagierten die Weibchen sehr gut auf die akustischen Signale, insbesondere als zwischen den Lautsprechern Wasserstellen angelegt wurden. Dies erschien zweckmäßig, als unter normalen Verhältnissen die Weibchen das letzte Stück der Anwanderung auch im Wasser zurücklegen, um zu einem rufenden Männchen zu gelangen.

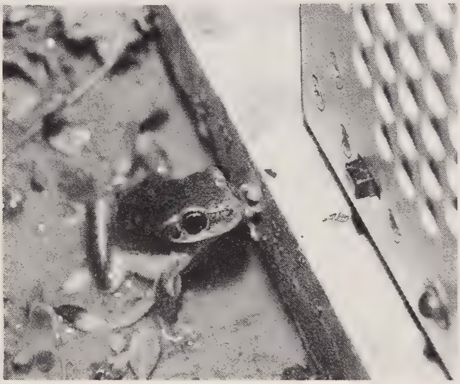


Abb. 5. Am Ende der Anwanderung fixiert ein paarungsbereites Weibchen den Lautsprecher, aus dem arteigene Paarungsrufe ertönen.

Als positive phonotaktische Reaktion wurde gewertet, wenn ein Weibchen unmittelbar am Lautsprecher angekommen war (Abb. 5). Die Anwanderung über 2 m erfolgte meist nicht geradlinig, sondern auf einem mehr oder weniger großen Umweg und war mitunter erst 30 Minuten nach Verlassen des Käfigs abgeschlossen. Nach der Ankunft am Lautsprecher berührten die Weibchen diesen häufig kurz mit der Schnauze, kletterten an ihm hoch oder wanderten um ihn herum. Die intensive Suche nach dem vermeintlichen Geschlechtspartner war ein überzeugender Hinweis auf die anlockende Wirkung der Paarungsrufe, denn andere Faktoren als den akustischen Signalen standen für die Orientierung während der Anwanderung nicht zur Verfügung.

Durch eine Reihe von Versuchen gelang der Nachweis, daß die Weibchen zwischen natürlichen Paarungsrufen unterscheiden, die temperaturbedingte Unterschiede aufweisen. Bei diesen Versuchen ertönten aus dem Lautsprecher Paarungsrufe, die der Körpertemperatur der Versuchstiere entsprachen und die die Bezugsbasis bildeten, aus dem zweiten Lautsprecher gleichzeitig Paarungsrufe, die bei höheren oder niedrigeren Temperaturen aufgenommen worden waren.

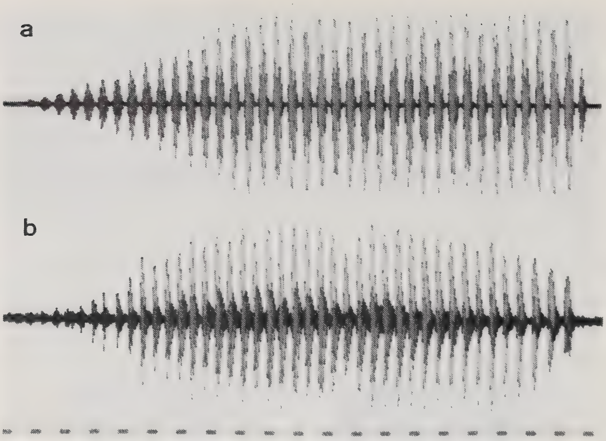


Abb. 6. Simulierter (a) und natürlicher Paarungsruf (b) bei 19 ° C. Zeitmarke 50 Hz. Aus Schneider (1982). Mit Genehmigung des VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

Die Weibchen gaben Rufen mit Eigenschaften höherer Temperatur den Vorzug, und zwar bis zu einem Unterschied von 6 ° C (Schneider 1982).

Paarungsbereite Weibchen reagierten auch positiv phonotaktisch auf elektronisch nachgebildete Rufe, auch wenn deren Frequenzspektrum nicht genau mit dem der natürlichen Paarungsrufe übereinstimmte. Bei der Möglichkeit der Wahl zwischen solchen simulierten und natürlichen Paarungsrufen (Abb. 6) ergab sich keine statistisch gesicherte Präferenz, allerdings trafen im Vergleich zu anderen Versuchen viele Weibchen überhaupt keine Wahl.

Ein für die akustische Orientierung entscheidender Parameter ist die Wiederholungsrate der Impulse. Die Temperatur bei den Versuchen betrug 15 ° C, der die Wiederholungsrate von 95 Impulsen pro Sekunde entspricht. Simulierte Paarungsrufe mit dieser Impulsfrequenz bildeten daher die Bezugsbasis für den Vergleich mit anderen Signalen, deren Wiederholungsrate 70, 120 bzw. 145 Impulse pro Sekunde betrug bei sonst unveränderten Rufparametern. Die Versuchstiere diskriminierten exakt bei den Kombinationen von Rufen mit 95 und 70 Impulsen pro Sekunde sowie 95 und 145 Impulsen pro Sekunde, nicht aber bei der Kombination von Rufen mit 95 und 120 Impulsen pro Sekunde.

In den Phonotaxis-Experimenten, die unter verschiedenen Voraussetzungen und mit unterschiedlichen Zielsetzungen durchgeführt wurden, reagierten von 186 Versuchstieren 105, diese zum Teil mehrmals. Damit ist sicher, daß beim Laubfrosch der Kanaren die Paarungsrufe der Männchen der Zusammenführung der Geschlechter zur Fortpflanzung dienen. Es ist gleichzeitig der erste experimentelle Nachweis dieser Funktion bei einer palaearktischen Froschart.

Summary

On Tenerife the calling period of the tree frogs begins in December and ends in March of the following year. The males call every day after sunset for several hours. The mating calls consist of short pulses and have long durations. The call repetition rate is slow. Several call parameters are influenced by temperature. Females ready to mate approach calling males and are quickly clasped by the males. Oviposition begins some hours later, the eggs are deposited in small packets of 10—30 eggs. Females in mating condition also approach a loudspeaker transmitting species specific mating calls. When two loudspeakers transmit different signals the females discriminate and choose systematically.

Resumen

En Tenerife la época en que canta la ranita meridional comienza en Diciembre para terminar en Marzo del año próximo. Los machos cantan diariamente al anochecer por algunas horas. El canto de celo está formado por una larga serie de cortos impulsos que son emitidos espaciadamente. Varios parámetros del canto están sometidos a una variación de acuerdo a la temperatura. Hembras dispuestas a desovar se acercan a los machos que cantan, y se dejan abrazar. La ovipostura comienza algunas horas después y tiene lugar en forma de descargas sucesivas de 10 a 30 ovas por el lapso de 1 a 1½horas. En condiciones experimentales las hembras aptas para desovar se dirigen también hacia un altoparlante que emite el canto propio de la especie. Al ofrecer simultaneamente dos señales acúsicas, las hembras escogen en forma sistemática.

Literatur

Boettger, O. (1874): Reptilien von Marocco und von den Canarischen Inseln. II. Amphibia. — Abh. Senck. nat. Ges. 9: 186—190.

Bogert, C.M. (1960): The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. — In: Animal sounds and communication (Eds. Lanyon, W.E. & W.N. Tavolga). Amer. Inst. Biol. Sci., Washington, 137—320.

Brzoska, J., Schneider, H. & E. Nevo (1982): Territorial behavior and vocal response in male *Hyla arborea savignyi* (Amphibia: Anura). — Israel J. Zool. 31: 27—37.

Gerhardt, H.C. & H. Schneider (1980): Mating call discrimination by females of the treefrog *Hyla meridionalis* on Tenerife. — Behav. Process. 5: 143—149.

Héron-Royer (1884): Note sur une forme de rainette nouvelle pour la faune française (*Hyla barytonus*). — Bull. Soc. zool. France 9: 221—238.

Mertens, R. & H. Wermuth (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. — Waldemar Kramer, Frankfurt am Main.

Schneider, H. (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). — Z. vergl. Physiol. 57: 174—189.

— (1968): Bio-akustische Untersuchungen am Mittelmeerlaubfrosch. — Z. vergl. Physiol. 61: 369—385.

— (1977): Acoustic behavior and physiology of vocalization in the European tree frog, *Hyla arborea* (L.). — In: The reproductive biology of amphibians (Eds. Taylor, D.H. & S.I. Guttman). Plenum Press, New York, 295—335.

— (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Boettger, 1874, Anura, Amphibia). — Zool. Anz., Jena 201: 273—288.

— (1981): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln. — Salamandra 17: 119—129.

— (1982): Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis.* — Zool. Anz., Jena 208: 161—174.
— & Inst. Wiss. Film (1982): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeer-Laubfrosches. — Film C 1459 des IWF, Göttingen 1982. Publikation von H. Schneider, Publ. Wiss. Film, Sek. Biol., Ser. 15, Nr. 39/C 1459, 8 S.
—, Nevo, E., Heth, G., Simson, S., & J. Brzoska (1984): Auditory discrimination tests of female near eastern tree frogs und reevaluation of the systematic position (Amphibia, Hylidae). Zool. Anz., Jena 213: 306—312.

Prof. Dr. H. Schneider, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, 5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 36 | H. 3/4 | S. 287—305 | Bonn, Oktober 1985

Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische *Tarentola*-Arten

von

Hans-Konrad Nettmann & Silke Rykena

1. Einleitung

Taxonomie und Phylogenie der Kanarengeckos sind in jüngster Zeit Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen (Joger & Bischoff 1983; Joger 1984), nachdem zuvor der für lange Zeit stabile taxonomische Status der Arten von Klemmer (1976) dargestellt worden war. In bemerkenswertem Gegensatz zu der nun gut bekannten Taxonomie ist die Kenntnis des Verhaltens und der Fortpflanzungsbiologie der Kanarengeckos gering, was allerdings der Situation bei den anderen Arten der Gattung *Tarentola* entspricht. Daher erscheint es sinnvoll, diejenigen Daten, die sich bei der Haltung und Zucht von Kanarengeckos in Terrarien gewinnen ließen, im Zusammenhang darzustellen und zu diskutieren. Dabei werden auch Angaben über die festländischen Arten *T. mauritanica* und *T. annularis* angeführt, um bessere Ansätze für eine vergleichende Betrachtung der Gattung zu erhalten.

2. Material und Methode

Als Material standen uns zur Verfügung: 1 ♂ und 2 ♀ von *T. mauritanica*, die 1974 im Tierhandel erworben wurden. Die genaue Herkunft ist unbekannt, doch ist nach der Analyse der Merkmale eine Herkunft aus Nordost-Afrika oder Süditalien wahrscheinlich. Das ♂ lebt zur Zeit noch, befindet sich also 10 Jahre in Gefangenschaft. Es war 1974 mindestens 1 Jahr alt.
5 Jungtiere (1 ♂, 4 ♀) von *T. boettgeri hierrensis* wurden 1978 von Hierro mitgebracht. 2 ♂ un 6 ♀ von *T. delalandii* von La Palma stellte uns H. Janßen 1979 zur Verfügung. Ein weiteres junges ♂ bekamen wir von U. Joger 1982, ebenso ein Paar *T. b. boettgeri* von Gran Canaria. Je ein Paar von *T. gomerensis*, Gomera, und *T. angustimentalis* von Fuerteventura und Graciosa erhielten wir 1981 von W. Bischoff. 2 ♂ und 3 ♀ von *T. annularis* fingen wir 1980 in Luxor, Ägypten.

Alle Geckos wurden in relativ trockenen Terrarien wechselnder Größe gehalten, jeweils 1 ♂ mit einem oder mehreren ♀. Die Zucht aller Formen gelang, doch blieb der Bestand an ♂ stets gleich, so daß die Aussage zum Ruf der ♂ jeweils auf 1 oder 2 verhörten ♂ beruhen. Die Terrarien waren im Zimmer dem natürlichen Lichtrhythmus und einer etwas abgesenkten Temperatur in der Dunkelphase ausgesetzt.

Tonaufnahmen wurden mit einem Beyer Dynamic M 101 N Mikrophon auf einem Uher Report 4000 IC-Tonband bei 19 cm Bandgeschwindigkeit gemacht, wobei das Mikrophon über dem Terrariendeckel angebracht war, so daß die Entfernung des rufenden Tieres zum Mikrophon zwischen 5 und 80 cm betrug.

Die Sonagramme wurden mit einem KAY 7030 A Sonagraph des Zool. Instituts der Universität Hamburg erstellt. Die Benutzung des Gerätes ermöglichte Prof. Dr. W. Koepcke, die wesentlichen Arbeiten am Gerät führte Dr. A. Schlüter aus, der auch bei der Diskussion der Resultate wesentliche Beiträge lieferte.

Die Temperaturmessung bei rufenden Geckos erfolgte mit einem Thermofühler mit digitaler Anzeige (Gultan Tastotherm D 1200). Die Temperatur bei der Eizeitigung wurde über Thermohygrographen kontrolliert, die direkt neben den Dosen mit den im Sand liegenden Eiern standen.

3. Ergebnisse

3.1 Rufe

Die untersuchten Arten verfügen über ein verschieden umfangreiches Repertoire von akustischen Signalen, die im folgenden dargestellt werden:

a) Schrei (distress call)

Geckos können, wenn sie ergriffen werden, quietschende und knurrende Laute ausstoßen, oft mit geöffnetem Maul. Derartige Schreie, die auch bei aggressiven innerartlichen Auseinandersetzungen und bei der Abwehr anderer Echsen im Terrarium zu hören sind, können leicht auf Band genommen werden, da die Tiere in der Hand des Beobachters zum Schreien provoziert werden. Die Variabilität ist jedoch schon bei mehreren Schreien eines Tieres derart groß, daß interspezifische Unterschiede nicht nachweisbar sind. In der Abb. 1 ist daher als Beispiel für alle *Tarentola*-Arten ein langer Schrei von *T. delalandii* dargestellt, der sowohl tonhafte als auch geräuschhafte Anteile besitzt sowie etwas knurrende Tonfolgen zeigt und so den Gesamtumfang der stimmlichen Möglichkeiten des Geckos verdeutlicht. Die sonagraphische Aufzeichnung umfaßt 1—8 KHz, der tatsächliche Tonumfang reicht beträchtlich darüber hinaus — bis zu 16 KHz. Die Schreie der größeren *T. annularis* klingen etwas tiefer, doch liegen noch keine Sonagramme vor.

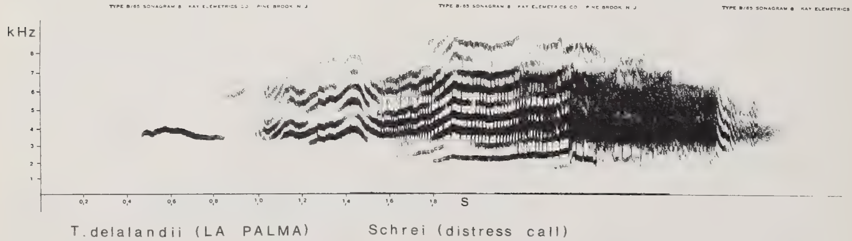


Abb. 1: Schrei von *Tarentola delalandii* (La Palma).

Diese Aufnahme verdeutlicht, was ein Schrei umfassen kann, jedoch sind meist nur einzelne dieser Teile in einem Schrei verwirklicht, so daß quietschende oder knurrende oder geräuschhafte Schreie vorkommen, ohne daß dies durch eine spezifische Situation bewirkt würde. Die breite Anwendung des Schreies gegen innerartliche Gegner ebenso wie gegen andere Arten macht verständlich, warum es zu keinen artspezifischen Besonderheiten kommt. Kurze geräuschhafte Schreie werden bei aggressivem Verhalten erzeugt, sie entsprechen dem Drohlaut (threat call), den Marcellini (1977) für *Hemidactylus turcicus* beschreibt.

b) Rufreihe der ♂ (multiple call)

Die ♂ aller von uns gehaltenen *Tarentola*-Arten erzeugen eine Rufreihe. Sie rufen hauptsächlich während der Paarungszeit, nur selten in der anderen Jahreshälfte. *T. mauritanica*, die hinsichtlich der Verteilung der Rufaktivität am besten untersucht ist, rief überwiegend in der ersten Nachthälfte, etwa 1—2 Rufreihen pro Stunde. An Tagen, an denen Paarungsaktivität beobachtet wurde, konnten auch bis zu 6 Rufreihen in einer Stunde gehört werden.

Morgens, vor dem Beziehen der Sonnenplätze, sind oft ein oder zwei Rufreihen zu hören. Ebenso ist meist eine Rufreihe zu hören, einige Minuten nachdem die Tiere am Tage durch eine leichte Störung vom Sonnenplatz vertrieben worden sind und sich in einem Versteck befinden. Die Hauptrufaktivität erfolgt, wenn die Tiere nach dem abendlichen Ausschalten des Lichtes das Becken durchwandern. Sie rufen von den verschiedensten Punkten des Beckens aus. Gelegentlich wurde eine olfaktorische Prüfung des Untergrundes mit der Zunge vor dem Beginn einer Rufreihe beobachtet, so daß man eine auslösende Geruchsinformation annehmen kann, doch war die Mehrzahl der rufenden Tiere nicht direkt zu beobachten. Beim Rufen erscheint das Maul geschlossen.

Der Versuch, Rufaktivitäten durch Vorspielen arteigener Rufe zu stimulieren, mißlang, stattdessen wurde damit ein mehrstündiges Verstummen des Tieres provoziert, verbunden mit einem sehr zögernden Durchqueren des eigenen Territoriums. Allerdings war bei diesen Versuchen eine exakte Lautstärkenregelung der Klangattrappe nicht möglich, so daß der Effekt eventuell durch etwas zu große Lautstärke erzielt wurde.

Insgesamt besteht der Eindruck, daß die Rufreihen der ♂ dem Kontakt mit den ♀ in einem Territorium dienen, also eine werbende und eine territoriale Funktion erfüllen. Allerdings müssen hier noch eingehende Experimente zur Ruffunktion Klarheit bringen.

Die Rufreihen zeigen einige Merkmale, die eine Unterscheidung zwischen einigen Arten und auch eine Charakterisierung höherer taxonomischer Einheiten ermöglichen. In der Tabelle I sind die wesentlichen Merkmale zusammengefaßt, wie sie sich an Hand der Sonagramme ermitteln ließen. Als Beispiele sind Sonagramme von Rufreihen von *T. mauritanica* (Abb. 2), *T. b. hierrensis* (Abb. 3), *T. gomerensis* (Abb. 4), *T. delalandii* (Abb. 5) und *T. annularis* (Abb. 6) abgebildet. *T. angustimentalis* ruft sehr ähnlich wie *T. mauritanica*, wenn auch etwas höher. Die Tonhöhe der Rufe in der Rufreihe ist, vergleicht man die Arten, in groben Zügen mit der Körpergröße korreliert, indem die größte Art, *T. annularis*, die tiefsten Rufe erzeugt, während die beiden kleinwüchsigsten Formen von Gomera und Hierro recht hohe Elemente in einer Rufreihe aufweisen.

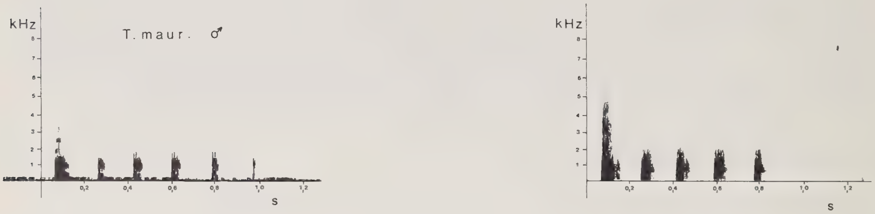
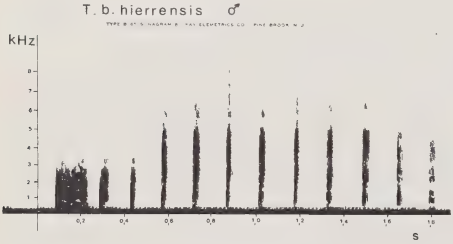


Abb. 2: Zwei verschiedene Rufreihen von *Tarentola mauritanica* ♂.



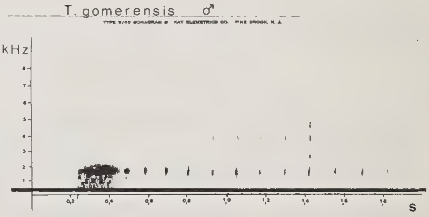


Abb. 3 (links): Rufreihe von *Tarentola boettgeri hierrensis* ♂.
Abb. 4 (rechts): Rufreihe von *Tarentola gomerensis* ♂.

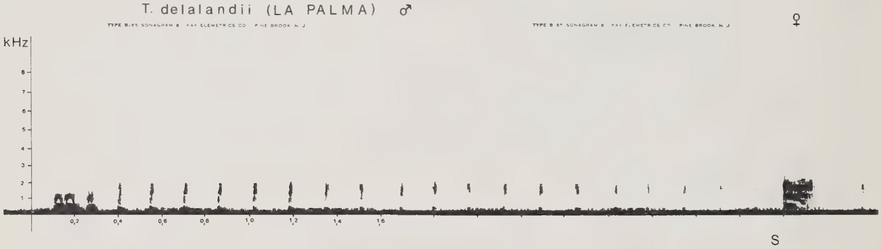


Abb. 5: Rufreihe von *Tarentola delalandii* (La Palma) ♂ vor Beginn einer Paarung und Einzelruf des ♀.

Wie bei wechselwarmen Tieren zu erwarten, verändert sich die Rufreihe eines Tieres bei verschiedenen Körpertemperaturen. Messungen dazu haben wir bei einem ♂ von *T. b. hierrensis* machen können, indem wir jeweils die Lufttemperatur unmittelbar beim rufenden Tier registriert haben.

Die Abb. 7 zeigt die Resultate hinsichtlich der Länge der einzelnen Rufe einer Reihe und der Pausen zwischen den Rufen der Rufreihe. Es wird deutlich, daß die Pausenlänge mit kühleren Temperaturen zunimmt, während die Länge der

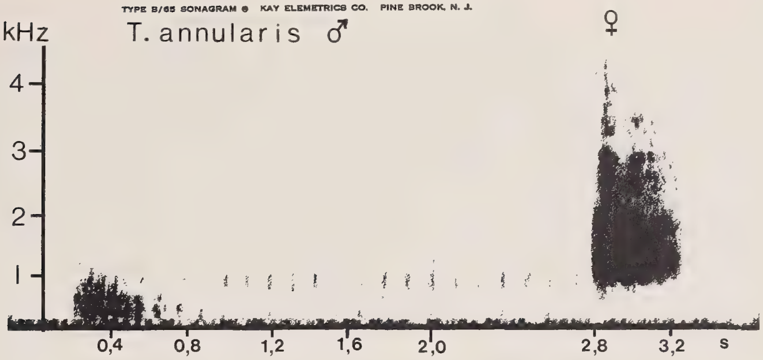


Abb. 6: Rufreihe von *Tarentola annularis* ♂ und Einzelruf des ♀. Frequenz- und Zeitskala geändert gegenüber den übrigen Abbildungen.

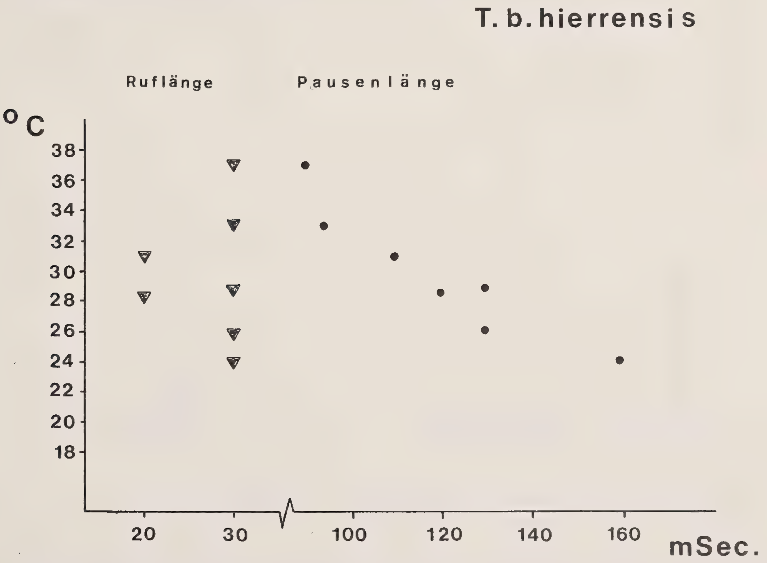


Abb. 7: Ruflängen und Pausenlängen in Rufreihen von *Tarentola boettgeri hierrensis* ♂ bei verschiedenen Temperaturen.
▼ = $\bar{x}$ der Ruflängen einer Reihe,
● = $\bar{x}$ der Pausenlängen einer Rufreihe.

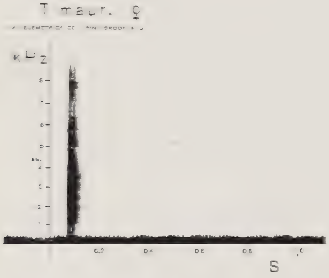
einzelnen Rufe sich nicht merklich ändert. Allerdings ist gerade für die Feststellung der Ruflänge in Abhängigkeit von der Temperatur die Datenserie noch etwas klein. Eine Veränderung der Tonhöhe in Abhängigkeit von der Temperatur war nicht nachweisbar, ebenso ist die Länge der Rufreihe, d. h. die Zahl der sie aufbauenden Rufe, von der Temperatur unabhängig.

Diese an *T. b. hierrensis* gewonnenen Angaben lassen sich im Prinzip auf alle anderen hier angesprochenen Geckoarten übertragen, doch fehlen für die anderen Arten hinreichende Temperaturmessungen, so daß ein Vergleich der Pausenlängen in der Rufreihe zwischen den Arten nicht möglich ist. Nach dem Höreindruck sind die Abstände zwischen den Rufen bei *T. mauritanica* größer als bei den Kanarengeckos und *T. annularis*. Vergleicht man die Rufreihen der untersuchten Arten, dann zeichnen sich *T. mauritanica* und *T. angustimentalis* durch kurze Rufreihen mit wenig betonter Einleitung aus, während die Geckos der Westkanaren ebenso wie *T. annularis* lange Rufreihen mit langgezogenen Einleitungsrufen erzeugen.

Von allen ♂ haben wir außer den Rufreihen nur Schreie gehört, Einzelrufe kommen offenbar nicht vor.

c) Einzelrufe der ♀ (single calls)

Die ♀ von *T. mauritanica* (und ebenso von *T. angustimentalis*) verfügen über einen wie „Keck" klingenden Einzelruf, der als Antwort auf Rufreihen des ♂ ertönt. Er besteht aus wenigen Rufpulsen (Abb. 8) und liegt, verglichen mit der Rufreihe der ♂, sehr hoch (vgl. Tab. I). Auch dieser Ruf ist nur während der Paarungszeit zu hören, doch signalisiert er nicht Paarungsbereitschaft, da auch nicht-paarungswillige ♀ rufen.



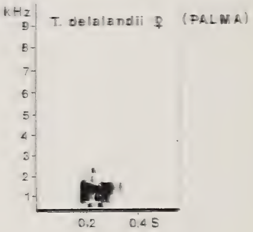


Abb. 8 (links): Einzelruf eines ♀ von *Tarentola mauritanica*.
Abb. 9 (rechts): Einzelruf eines ♀ von *Tarentola delalandii* (La Palma).

Die ♀ von *T. annularis*, *T. gomerensis* und *T. delalandii* verfügen über einen Ruf, der dem Anfangsruf der Rufreihe der ♂ ähnelt (vgl. Tab. I). Er wird nicht so häufig erzeugt wie der Ruf der *mauritanica*-♀, anscheinend erfolgt er nur, wenn das ♂ dem ♀ sehr nahe gekommen ist oder taktiler Kontakt besteht. So hört man selten den Ruf der ♀ allein (Abb. 9), häufiger ertönt er während einer Rufreihe des ♂, wie das Beispiel von *T. annularis* zeigt (Abb. 6).

Die ♀ von *T. b. hierrensis* sind offenbar stumm, zumindest hat keines unserer ♀ jemals einen Einzelruf hören lassen (Schreie sind dagegen durchaus möglich). Über die Geckos von Gran Canaria können wir in dieser Hinsicht noch keine Aussage machen.

d) Einzelrufe von Jungtieren

Weibliche Jungtiere aller hier besprochenen Formen sind verhört worden, doch sind nur von jungen *T. mauritanica* und *angustimentalis* akustische Signale aufgenommen worden. Dabei läßt sich bei *T. mauritanica* ein als „Klik" bezeichneter Einzelruf (Abb. 10) von etwa 20 msec Länge und mit einem Frequenzbereich bis 16 KHz (max. Bereich 6—10 KHz) von einem „Krek"-Laut unterscheiden (Abb. 10), der bei 50 msec Länge mehrere Geräuschimpulse enthält, nur bis 9 KHz reicht und sein Maximum bei 3—8 KHz erreicht. Beide Rufe waren zu hören, wenn zwei oder mehr Jungtiere im Becken waren, es wechselten dann jeweils „Krek" und „Klik", jedoch stets erst nach Eintritt der Dunkelheit, so daß keine Verhaltensbeobachtungen möglich waren. Spontane Laute dieses Typs waren auch von isoliert gehaltenen Tieren zu hören. Die Funktion der Jungtierlaute ist nicht geklärt, doch ist offensichtlich, daß *T. mauritanica* und *angustimentalis* über akustische Kommunikationssignale verfügen, die den Jungtieren der anderen Arten fehlen.

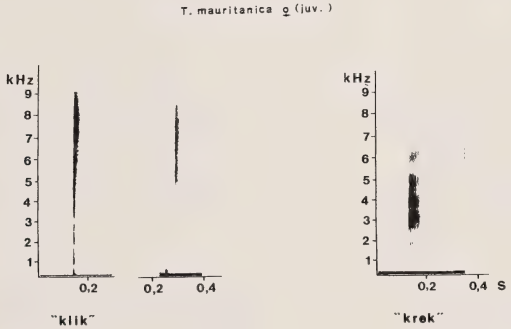


Abb. 10: Einzelruf „Klik" und „Krek" von Jungtieren von *Tarentola mauritanica.*

3.2 Paarungsverhalten

Eigenartigerweise ist das Paarungsverhalten von Geckos der Gattung *Tarentola* noch nirgends beschrieben, obwohl die Tiere seit langer Zeit in Terrarien gehalten und gezüchtet werden. Offenbar beruht dies auf der recht versteckten Lebensweise, durch die die Tiere zwar beim Sonnen und Fressen beobachtet werden können, aber soziale und sexuelle Verhaltensweisen meist im Dunkeln und im Versteck ausführen. Dementsprechend beziehen sich alle vagen Beobachtungen, die als Paarungsverhalten gedeutet werden, auf aggressive Auseinandersetzungen. Die Bemerkung von Nessing (1961): „Die Paarung vollzieht sich wie bei den Lazerten", wäre nur dann halbwegs haltbar, wenn er Vertreter der Kanareneidechsen meint, tatsächlich gibt er aber wohl nur die entsprechende Aussage von Werner (1912) in Brehms Tierleben wieder.

Tabelle I: Rufparameter einiger *Tarentola*-Arten. I = Ruflänge, II = Frequenzbereich, III = Hauptintensität.

		T. mauritanica	*T. annularis* LUXOR	*T. b. hierrensis* HIERRO	*T. gomerensis* GOMERA	*T. delalandii* PALMA
Rufe der ♀	I	≈ 70 msec.	≈ 400 msec.	fehlt	≈ 200 msec.	≈ 200 msec.
	II	0 –10 kHz	0,8–4 kHz	bei dieser	0–2,5 kHz	0–3 kHz
	III	1,2– 5 kHz	1 –3 kHz	Form	1–2 kHz	0–1,5 kHz
Transkription		keck	Quäätsch		Kjäek	Kjäek

			T. mauritanica	*T. annularis* LUXOR	*T. b. hierrensis* HIERRO	*T. gomerensis* GOMERA	*T. delalandii* PALMA
Ruf-reihe der ♂	Rufe pro Rufreihe		3–*5,5*–11 (n = 103)	16–*24*–30 (n = 8)	5–*11*–30 (n = 30)	(13–22) (n = 3)	(8–25) (n = 3)
	Erster Ruf einer Rufreihe	I	≈ 80 msec.	200–400 msec.	≈200 msec.	≈ 200 msec.	200–400 msec.
		II	0 –5 kHz	0 –1,5 kHz	0 –3,5 kHz	0 –2,5 kHz	0 –2,5 kHz
		III	0 –4 kHz	0,2–0,8 kHz	0,5–3 kHz	1 –2 kHz	0 –1,5 kHz
	Übrige Rufe der Rufreihe	I	≈ 60 msec.	≈ 35 msec.	≈ 30 msec.	≈ 15 msec.	≈ 15 msec.
		II	bis 4 kHz	bis 1,2 kHz	bis 10 kHz	bis 9 kHz	bis 5 kHz
		III	0,8–1,5 kHz	0,8–0,9 kHz	2 –5 kHz	1,5–5 kHz	1 –2 kHz
	Hörbarkeits-entfernung (geschätzt)		10 m	3 m	5 m	5 m	5 m
	Transkription		Tschok..kock.. kock	Koog..kok..kok.	Kjäck..keck.. keck	Kjäck..kek..kek.	Kjöck..kök..kök.

Unsere eigenen Beobachtungen von Paarungen bei *T. mauritanica* und *T. angustimentalis* sowie unvollständigen Sequenzen bei *T. b. hierrensis* und *T. annularis* reichen nicht aus, um quantitative Verhaltensunterschiede zwischen den Arten festzustellen. Zur Zeit erscheint das Bild des Paarungsverhaltens einheitlich. Unterschiede bestehen anscheinend nur im Bereich der akustischen Signale, während die Bewegungssequenzen weitestgehend übereinstimmen. Da interspezifische Paarungen möglich sind, ist anzunehmen, daß im Paarungsverhalten keine isolierenden Unterschiede zwischen den Arten bestehen.

Einer Kopulation geht stets ein Rufkontakt voraus, d. h. das ♂ patroulliert durch sein Revier und läßt Rufreihen an verschiedenen Stellen ertönen. Das ♀ antwortet darauf mit dem je nach Art verschiedenen „Keck" oder „Kjäck", wobei die ♀ der *mauritanica*-Gruppe ruffreudiger sind als die ♀ der Westkanaren-Geckos und von *T. annularis.*

Beim Zusammentreffen der Tiere, d. h. wenn das ♂ — meist um eine Steinecke kommend — auf das ♀ trifft, erfolgt erneut eine Rufreihe mit „Keck"-Antwort. Das ♂ berührt dann das ♀ kurz mit der Zunge wie zur Prüfung, welches Tier dort vor ihm sitzt. Diese Zungenprüfung kann fortgesetzt werden, abgewechselt mit Rufreihen. Das ♂ geht dann ohne weiteres zum Kopf des Weibchens und beißt sich an einigen der verlängerten Tuberkel-Schuppen der Ohrregion fest, ein kurzer Biß am Vorderbein oder an anderen Körperstellen kann vorangehen. Nachdem der Biß in der Ohrregion erfolgt ist, bringt das ♂ den übrigen Körper über den Körper des ♀ und versucht, den Schwanz unter ihren Schwanz zu schlagen und die Kloaken in Kontakt zu bringen, während ein Hinterbein die Schwanzwurzelregion des ♀ übergreift. Die Kopulation gelingt nicht, wenn das ♀ den Schwanz an den Untergrund andrückt, ein paarungsbereites ♀ hebt den Schwanz deutlich an.

Die Kopulationsdauer von einer Seite beträgt ≈20—60 sec, im allgemeinen erfolgt dann, ohne daß der Biß gelöst wird, eine Positionsveränderung in der Form, daß das ♂ den Schwanz von der anderen Seite her unterschlägt und erneut ≈60 sec kopuliert. Diese Seitenwechsel wurden bei *T. mauritanica* und *angustimentalis* sowie *annularis* beobachtet, von *T. b. hierrensis* fehlen entsprechende Beobachtungen. Es kann vermutet werden, daß bei vollständiger Kopulation mit Seitenwechsel beide Hemipenes zum Einsatz kommen und evtl. beide Uteri getrennt besamt werden. Das ♂ beendet die Kopulation und geht oft vorwärts über das ♀ hinweg, dabei wird erneut gerufen und das ♀ antwortet mit „Keck". „Keck"-Laute des ♀ können auch während der Kopulation ausgestoßen werden.

Die wesentlich längeren Rufreihen von *T. annularis*- und *T. b. hierrensis*-♂ können auch während der Kopulation ertönen, allerdings meist sehr leise.

3.3 Eiablage

Alle von uns beobachteten Geckos von den kanarischen Inseln haben ihre Eier im Sand vergraben, wie wir dies an anderer Stelle von *T. mauritanica* beschrieben haben (Nettmann & Rykena, 1976) und wie es zuvor auch eingehend von

Tabelle II: Fortpflanzungszeit, Fortpflanzungsrate, Eimaße und Größe der Schlüpflinge bei den untersuchten *Tarentola*-Arten nach Angaben aus der Zucht im Terrarium.

Art Herkunft	*T. mauritanica* ?	*T. angustimentalis* GRACIOSA	*T. b. hierrensis* HIERRO
Ablagezeitraum	Anfang Februar —Ende August	Anfang Januar —Ende August	Anfang April —Ende August
Gelegezahl pro Jahr	3—15	2—11	2—5
Zeit zwischen zwei Gelegen in Tagen (n)	10—*14*—21 (33)	9—*15*—21 (10)	17—*22*—25 (10)
Eizahl pro Gelege (n)	1 — 2 (11) (87)	1 — 2 (2) (22)	1 — 2 (40) (3)
Eimaße:			
Länge, cm (n)	1,10—*1,20*—1,30 (26)	1,05—*1,25*—1,35 (31)	1,25—*1,44*—1,55 (22)
Breite, cm (n)	0,85—*0,99*—1,10 (26)	0,90—*1,00*—1,05 (31)	1,00—*1,13*—1,20 (22)
Schlüpflinge:			
KRL cm (n)	2,30—2,65 (6)	2,20—2,75 (6)	2,50—3,00 (16)
SL cm (n)	2,20—2,70 (6)	2,25—2,60 (6)	2,30—2,75 (16)
GEW g (n)	0,26—0,46 (6)	0,41—0,50 (6)	0,46—0,84 (16)

Fischer (1967) und kurz von Hiller (1972) für diese Art dargestellt worden ist. Auch *T. annularis* bedient sich dieser Methode der Eiablage. Ebenfalls bei allen Arten läßt sich ein Verteidigen des Ablageortes beobachten.

Im Freiland wurden Geckoeier auf Hierro im Boden unter Steinen vergraben gefunden (Machado, mdl.). Klemmer (1976) berichtet allgemein von an Steinen angeklebten Eiern in Felsspalten, er erwähnt auch Massenablageplätze, gibt aber keine konkreten Daten. Möglicherweise stützt er sich auf Angaben von Salvador (1974), der Einzelbeobachtungen von La Palma mitteilt.

In Terrarien erwies sich ein Skink (*Chalcides viridanus*) von Hierro als erfolgreicher Räuber von Geckoeiern, dies mag eine Ursache für das vikariierende Auftreten von Skinken und Geckos auf Gran Canaria sein (López-Jurado, mdl.). Von den anderen Inseln fehlen entsprechende Beobachtungen. Eine eingehende Studie über die Eiablagegewohnheiten in Abhängigkeit vom Mikroklima des Habitats und der Existenz von Eiprädatoren wäre lohnend.

3.4 Fortpflanzungszeit und Fortpflanzungsrate

Die Fortpflanzungszeit im Terrarium ist sicher nicht identisch mit dem zeitlichen Ablauf des Fortpflanzungsgeschehens im Freiland, insbesondere weil die Temperaturverhältnisse des Freilands nicht entsprechend simuliert werden können, so daß nur der Lichtrhythmus als Auslöser vorhanden ist. Dennoch können die an verschiedenen Arten unter gleichen Haltungsbedingungen gewonne-

T. b. boettgeri GRAN CANARIA	*T. gomerensis* GOMERA	*T. delalandii* LA PALMA	*T. annularis* LUXOR
(Mai—Juli)	Mai—August	Anfang April —Anfang August	Ende März —Ende August
2—3	2—4	3—7	2—8
14 (1)	12—23 (2)	16—*19*—29 (7)	18—*23*—29 (5)
1 (5)	1 (7)	1 — 2 (9) (15)	1 — 2 (5) (11)
1,3—1,4 (4) 1,0—1,1 (4)	1,35 (1) 1,05 (1)	1,15—*1,30*—1,45 (18) 0,90—*1,01*—1,10 (18)	1,70—*1,79*—1,90 (11) 1,45—*1,51*—1,60 (11)
2,70—2,75 (2) 2,65—2,70 (2) 0,53—0,58 (2)	— — —	2,40—2,70 (3) 2,10—2,20 (3) 0,35—0,59 (3)	3,30—3,70 (8) 3,00—3,40 (8) 1,11—1,46 (8)

nen Daten durchaus sinnvoll verglichen werden, wenn man berücksichtigt, daß im Freiland unter widrigen Wetterverhältnissen und eventuell infolge begrenzter Nahrung nicht die optimalen Fortpflanzungsraten der Terrarienhaltung erreicht werden. In der Tab. II sind die wichtigsten Daten zu diesem Komplex für die untersuchten Arten und Unterarten aufgeführt. Es zeigt sich, daß *T. mauritanica* und *T. angustimentalis* die längsten Fortpflanzungsperioden haben, gleichzeitig auch die geringsten Zeitabstände zwischen zwei Gelegen aufweisen, so daß sie auf 11—15 Gelege pro Jahr kommen können. Demgegenüber sind die Geckos der Westkanaren in einer kürzeren Fortpflanzungszeit mit größeren Gelegeabständen nur zu wesentlich weniger Gelegen pro Jahr und Weibchen in der Lage, selbst wenn man einschränkend feststellen muß, daß von den Geckos von Gomera und Gran Canaria nur wenige Daten vorliegen. Auch in diesem Merkmalskomplex ähnelt *T. annularis* weitgehend den Geckos der Westkanaren.

Noch deutlicher wird der Unterschied in der Fortpflanzungsrate zwischen den Kanarengeckos, wenn eingerechnet wird, daß bei den kleinwüchsigeren Geckos der Westkanaren häufiger nur Einzeleier abgelegt werden, während *T. angustimentalis* überwiegend zweieiige Gelege produziert. So kann ein Weibchen von Graciosa auf 20 Eier pro Jahr kommen, während die Weibchen von *T. b. hierrensis* nur 5 Eier pro Jahr legen können.

Ganz allgemein gilt für unsere Geckos, daß junge Weibchen zunächst nur Einzeleier ablegen. Bei allen Kanarengeckos kann man Gelege mit zwei Eiern erst ab einer KRL des Weibchens von 6—6,5 cm beobachten, ein Wert, der von den

Tieren auf Hierro kaum erreicht wird, so daß die Beschränkung auf Einzeleier erklärlich wird.

Auch *T. mauritanica* legt ab etwa 6 cm KRL zweieiige Gelege, während *T. annularis* den entsprechenden Schwellenwert bei 8,5 bis 9 cm KRL erreicht.

Damit ist für eine realistische Abschätzung der Fortpflanzungsrate im Freiland zunächst erforderlich, den jeweiligen Anteil junger Weibchen an der Population zu kennen bzw. die durchschnittliche Körpergröße der Weibchen zu ermitteln. Entsprechende Angaben fehlen jedoch in allen Fällen.

3.5 Eigrößen

Tabelle II enthält auch die von uns gewonnenen Eimaße. Von den Geckos der Inseln Gomera und Gran Canaria liegen noch zu wenig Daten vor, um statistisch sicherbare Vergleiche anstellen zu können; die Angaben zu den übrigen Formen lassen jedoch eingehende Vergleiche zu. Angaben über das Gewicht der Eier lassen sich meist nicht gewinnen, da die anhaftenden Sandkörner nur selten vollständig entfernt werden können. Die wenigen Fälle, in denen Eigewichte ermittelt werden konnten, werden im Zusammenhang mit dem Schlupfgewicht der Jungtiere erläutert. Wenig überraschend ist die Tatsache, daß die großwüchsige *T. annularis* auch die größten Eier produziert, der Unterschied ist so deutlich, daß es einer statistischen Prüfung kaum bedarf.

Interessanter sind die Eigrößenunterschiede zwischen den Kanarengeckos selbst und zu *T. mauritanica*. Es zeigt sich, daß *T. b. hierrensis* die größten Eier produziert, die Unterschiede zu den Geckos von La Palma und Graciosa sowie zu *T. mauritanica* sind auf dem 0,01-Niveau signifikant. Ebenfalls auf diesem Niveau signifikant sind die größeren Eimaße von *T. delalandii* gegenüber *T. mauritanica*. Hingegen sind die Unterschiede zwischen *T. angustimentalis* und *T. mauritanica* sowie zwischen *T. angustimentalis* und *T. delalandii* nur auf dem 0,1-Niveau sicherbar. Dies ist Ausdruck der Tatsache, daß die Eier von *T. mauritanica* nur geringfügig kleiner sind als die von *T. angustimentalis*, während Gecko-Eier von La Palma nur geringfügig größer sind als die von Graciosa. Größere Datenserien könnten das Bild hier klarer gestalten.

Es war vermutet worden, daß die Eimaße mit der Körpergröße des Weibchens zunehmen, so daß die abgelegten Eier eines alten und großen Weibchens größer sind als die Eier, die das gleiche Weibchen in ihrer ersten Fortpflanzungsperiode ablegt. Unsere Daten stützen jedoch diese Vermutung in keiner Weise, vielmehr sind die Unterschiede zwischen den Eigrößen eines Weibchens jeweils regellos unabhängig von Alter oder Größe des Weibchens. Allerdings ist nicht auszuschließen, daß bei größerer Datenmenge doch eine derartige Beziehung nachweisbar wird, die in unserem Fall durch ernährungsbedingte und rangordnungsbedingte Einflüsse maskiert sein könnte.

Die Eigrößenunterschiede zwischen den Arten der Kanarengeckos müssen insbesondere vor dem Hintergrund der Körpergrößen dieser Geckos gesehen werden. Hier zeigt sich, daß auf der Grundlage der Daten von Joger & Bischoff

(1983) sowie Joger (1984) die Eimaße der kleinwüchsigeren Formen jeweils höher liegen als die der größeren Formen, bzw. in den Fällen ungenügender Signifikanz immer noch festgestellt werden kann, daß die kleinwüchsigere Form zumindest gleichgroße Eier produziert wie die körperlich robustere Form und damit zumindest relativ größere Eier aufweist.

3.6 Eizeitigung und Geschlechtsverteilung

Es konnten nur relativ wenig Eier bei gut definierter Temperatur hinsichtlich der Zeitigungsdauer untersucht werden. Die Daten sind in Abb. 11 dargestellt. Es wird deutlich, daß *T. mauritanica* eine wesentlich kürzere Zeitigungsdauer als *T. angustimentalis* aufweist, während die Eier von *T. b. hierrensis* und *T. delalandii* eine ähnliche Zeit zur Entwicklung benötigen wie *T. angustimentalis.* Die Einzelangaben von den Geckos von Gomera und Gran Canaria deuten wiederum auf etwas kürzere Zeitigungsdauer hin, doch müssen hier weitere Messungen abgewartet werden. Eindeutig den längsten Entwicklungszeitraum aller hier untersuchten Geckoeier benötigen die Eier von *T. annularis.*

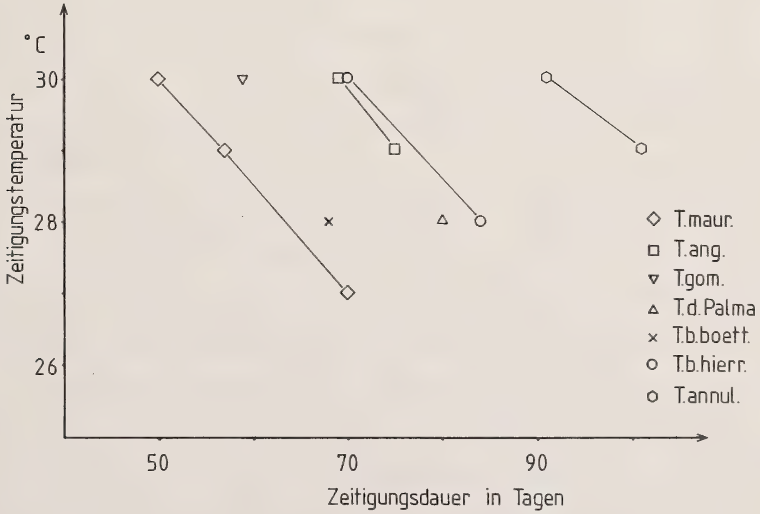


Abb. 11: Dauer der Eizeitigung in Abhängigkeit von der Temperatur.

Wir haben alle Geckoeier bei Temperaturen zwischen 27 und 30 °C ausgebrütet, entweder bei konstanten Bedingungen oder mit tageszeitlichen Schwankungen zwischen diesen Werten. In allen Fällen erhielten wir ausschließlich weibliche Jungtiere, nämlich insgesamt 81, davon 33 Jungtiere von *T. mauritanica* und 23 *T. b. hierrensis.* Diese Zahlen sind zu groß, als daß man einen Zufallseffekt für die einseitige Geschlechterverteilung verantwortlich machen könnte. Stattdessen muß davon ausgegangen werden, daß eine Geschlechterbestimmung durch die Zeitigungstemperatur erfolgt. Weitere Versuche sollen klären, welches der Temperaturbereich für die Erbrütung von ♂ ist.

3.7 Schlupfgrößen

Die Maße der Schlüpflinge sind ebenfalls in Tab. II dargestellt. Dabei wurde wegen der jeweils geringeren Anzahl der gemessenen Individuen nur der Minimal- und Maximalwert dargestellt und ein Mittelwert nicht errechnet.

Es zeigt sich die schon von den Eimaßen her bekannte Tendenz, daß innerhalb der Kanarengeckos (inc. *T. mauritanica*) die Jungtiere relativ oder sogar absolut größer sind, je kleiner die Adulti werden. In den wenigen Fällen, wo Gewichte von Schlüpflingen mit den entsprechenden Gewichten der abgelegten Eier in Beziehung gebracht werden können, wird deutlich, daß das Jungtiergewicht rund 50—65 % des Eigewichts ausmacht. Die Differenz dürfte zu einem kleineren Teil auf die Schale zurückzuführen sein, zum größeren Teil drückt sich hier der Wasserverlust aus, denn die Eier entwickeln sich in trockenem Substrat, können sich in feuchtem jedoch nicht entwickeln.

4. Diskussion

4.1 Das Rufrepertoire der *Tarentola*-Arten

Rufreihen, wie sie hier für ♂ der *Tarentola*-Arten dargestellt wurden, sind in ähnlicher Form auch für Arten der Gattungen *Hemidactylus*, *Phyllodactylus*, *Cyrtodactylus*, *Ptyodactylus*, *Ptenopus* und *Gecko* bekannt (Frankenberg 1974, 1978, 1982; Marcellini 1974, 1977; Haacke 1969). Bei *Hemidactylus frenatus* und *Cyrtodactylus kotschyi* können beide Geschlechter Rufreihen erzeugen (Marcellini 1974; Frankenberg 1978), in allen anderen Fällen werden Rufe dieses Typs nur von den ♂ beschrieben. Die Rufreihen der *Tarentola*-Arten unterscheiden sich von den Rufreihen der anderen Arten durch die mehr oder weniger ausgeprägte Hervorhebung des Anfangsrufes, auch liegen die *Tarentola*-Rufreihen zumeist in niedrigeren Frequenzbereichen als die der übrigen Arten. Eine Beziehung zwischen Tonhöhe und Körpergröße ist in anderen Gattungen noch nicht geprüft worden, die temperaturabhängige Veränderung der Rufreihe ist in vergleichbarer Form auch bei *Hemidactylus frenatus* nachgewiesen (Marcellini 1974). Die geringe Lautstärke der *Tarentola*-Rufe ist im Zusammenhang mit dem kleinräumigen Spaltensystem des natürlichen Lebensraumes zu sehen, ähnlich leise rufen auch *Hemidactylus frenatus* und *turcicus* sowie *Cyrtodactylus kotschyi* und *Ptyodactylus hasselquisti*, bei denen allerdings die höheren Frequenzen eine für den Menschen etwas verbesserte Hörbarkeit bewirken (Frankenberg 1974, 1978; Marcellini 1974). Bodengeckos, wie *Ptenopus*-Arten (Haacke 1969), aber auch *Stenodactylus* oder *Tropiocolotes* erzeugen dagegen relativ laute Rufreihen, die dem Kontakt über größere Entfernungen dienen können.

Die Funktion der Rufreihen wird von den meisten Autoren im Bereich des

Territoralverhaltens vermutet, bereits Mertens (1946) spricht den Rufen der Geckos eine Bedeutung bei der Revierbildung und Werbung zu. Experimentell geprüft wurde die Ruffunktion jedoch nur von Marcellini (1977) an *Hemidactylus frenatus*, wo Weibchen keine Reaktion auf Rufreihen der ♂ zeigen, während Männchen negativ reagieren. Frankenberg (1982) erwähnt, daß bei der Haltung von mehreren Männchen von *Hemidactylus turcicus* in einem Terrarium jeweils nur ein dominantes Tier ruft, nur bei ungeklärter Dominanz rufen zunächst auch zwei Tiere, bis die Rangordnung eingestellt ist.

Einzelrufe der Weibchen sind ebenfalls von mehreren anderen Gattungen beschrieben, namentlich bei *Hemidactylus turcicus* sind Einzelrufe während der Rufreihe des Männchens bekannt (Marcellini, 1977), ganz ähnlich, wie dies hier von *Tarentola annularis* oder den Arten der Westkanaren beschrieben wird. Auch der Verhaltenskontext für die Einzelrufe der Weibchen ist ähnlich, wie wir ihn bei *Tarentola* festgestellt haben.

Bemerkenswert ist das relativ differenzierte Rufrepertoire der Jungtiere und ♀ von *Tarentola* s. str. Es ist im Zusammenhang mit der Fähigkeit dieser Geckos zur Gruppenbildung zu sehen (Rieppel & Haller 1973; Joger, zit. von Rieppel 1981), d. h. das komplexere Rufsystem ist als Anzeichen für ein komplexeres Sozialverhalten zu sehen. Demgegenüber verfügen die Arten der Untergattung *Makariogecko,* soweit sie hier untersucht wurden, nur über seltener zu hörende Rufe der Weibchen, *T. b. hierrensis* fehlt selbst dieser Ruf. Bei der Diskussion der unterschiedlichen Ei- und Jungtiergrößen wird dieser Umstand noch zu berücksichtigen sein.

Schreie als Abwehrlaute sind infolge der großen intraindividuellen Variation hier nicht weiter untersucht worden. Bei anderen Arten (*Hemidactylus* und *Cyrtodactylus,* Marcellini 1977; Fankenberg 1978, 1982) sind verschiedene Droh-, Abwehr- und Befreiungsrufe dargestellt worden, deren Unterschiede jedoch keineswegs immer sehr scharf sind. Auch bei *Tarentola* werden kurze Schreie als Drohlaute gegen Eidechsen eingesetzt, aber auch gegen Artgenossen können verschiedene Schreie verwendet werden, ohne daß es zur Zeit möglich wäre, verschiedene Typen von Schreien nach bestimmten Funktionen zu gliedern. Vielmehr besteht der Eindruck, daß bei aggressiven oder defensiven Verhaltensweisen nur jeweils die Erzeugung eines Geräusches wichtig ist, nicht aber die spezifische Klangstruktur dieses Geräusches von Bedeutung ist.

Die dargestellten Rufmerkmale der untersuchten *Tarentola*-Arten fügen sich zu einer Merkmalsverteilung, die im Einklang mit dem von Joger (1984) erstellten Stammbaum der Gattung steht. Danach sind lange Rufreihen mit sehr betontem Anfangsruf den Untergattungen *Makariogecko* und *Sahelogecko* gemeinsam, während *Tarentola* s. str. durch kürzere Rufreihen und weniger betonten Anfangsruf ausgezeichnet ist. Innerhalb der *Makariogecko*-Arten lassen sich nach den Rufmerkmalen noch keine weiteren Gruppen erkennen. Es erscheint aber sinnvoll, auch die Rufe der übrigen *Tarentola*-Arten zu untersuchen, um die Merkmalsverteilung im gesamten Stammbaum zu prüfen.

4.2 Fortpflanzungsbiologische Merkmale

Alle hier untersuchten Geckos stimmen im Paarungsverhalten und im Eiablageverhalten einschließlich einer Legeplatzverteidigung überein. Auch Zimmermann (1984) bestätigt ein entsprechendes Ablageverhalten mit Legeplatzverteidigung für *T. delalandii* von Tenerife.

Ein Vergleich mit anderen Gattungen müßte beim Komplex Fortpflanzungsbiologie den Rahmen dieser Arbeit sprengen, daher soll hier nur innerhalb der *Tarentola*-Arten diskutiert werden.

Auffällig ist, daß die Geckos der Westkanaren, die insgesamt kleinwüchsiger sind als die der Ostkanaren (Joger, 1984), gleichgroße oder größere Jungtiere besitzen als *T. angustimentalis*, wobei bezeichnenderweise der kleinwüchsigste Inselgecko, *T. b. hierrensis*, die absolut größten Eier und Jungtiere von allen Kanarengeckos besitzt. Tinkle et al. (1970) haben in einer Übersicht über die Reproduktionsstrategie von Echsen (excl. Geckos) die Hypothese aufgestellt, nach der tropischen Echsen, deren Eizahl nicht wie bei den Echsen gemäßigter Breiten mit steigender Körpergröße zunimmt, einem Selektionsdruck zu größeren Eiern und Jungtieren unterliegen, je stärker die innerartliche Konkurrenz ist. Da die Eizahl der Geckos allgemein stark begrenzt ist, läßt sich die Hypothese auch hier anwenden, obwohl die Tiere gemäßigten Breiten entstammen.

Bei starker innerartlicher Konkurrenz sollte der Vorteil für möglichst große Jungtiere darin bestehen, möglichst schnell den Adulti ebenbürtig zu sein und ein eigenes Nahrungsterritorium behaupten zu können. In diesem Falle, wo eine Nischentrennung zwischen Jungtieren und Adulti nicht möglich ist, müßte der Vorteil relativ großer Eier und Jungtiere gerade bei den kleinwüchsigen Arten deutliche Resultate ergeben. Die entsprechenden Werte der Geckos von den Kanaren deuten zweifellos in diese Richtung. Dabei wird die Konkurrenzfähigkeit der Jungtiere mit geringerer Reproduktionsrate erkauft.

Eine andere Lösung dieses Konkurrenzproblems zeigt *T. annularis*, bei der die großwüchsigen Adulti andere Ressourcen nutzen können als die Jungtiere und so eine Nischentrennung erreichen. Es wäre zu prüfen, ob die Eidechsen der Kanaren den Geckos diesen Weg verstellt haben, der von den Geckos der Kapverden anscheinend in einigen Fällen beschritten wurde. Eine dritte Lösungsmöglichkeit wurde von den Geckos der Untergattung *Tarentola* s. str. realisiert, indem zumindest tendenziell durch ein komplexeres Kommunikations- und Sozialsystem ein Zusammenleben von Jungtieren und Adulti ermöglicht wird und so eine gemeinsame Nutzung von Nahrungsressourcen eines Gebietes möglich wird. Dies eröffnet dann die Möglichkeit kleinerer Eier und höherer Fortpflanzungsraten. Der Unterschied in der Eigröße und Fortpflanzungsrate zwischen *T. angustimentalis* und *T. mauritanica* könnte dann dahingehend interpretiert werden, daß *T. angustimentalis* einen noch etwas ursprünglicheren Zustand in dieser Entwicklung verkörpert.

Zweifellos ist dies überwiegend hypothetisch, doch ergeben sich zahlreiche lohnende Fragestellungen gerade auch in bezug auf die festländischen Arten und deren Konkurrenzbedingungen zu Geckos anderer Gattungen. Auch die Geckos der Kapverden bieten in dieser Hinsicht ein sehr interessantes Untersuchungsfeld. Es muß aber einschränkend betont werden, daß die vorliegenden Daten nur aus der Terrarienhaltung der Tiere stammen. Freilanduntersuchungen zur Populationsdynamik sind erst in einigen Ansätzen an *T. mauritanica* und *Hemidactylus turcicus* auf Mallorca durchgeführt worden (Martínez-Rica 1974), für die hier angeschnittene Fragestellung jedoch noch nicht hinreichend. Bons & Saint Girons (1982) und Angelini et al. (1983) haben den Jahresrhythmus des Fortpflanzungsgeschehens bei *T. mauritanica* in Marokko und Süditalien untersucht. Dabei ergeben sich Hinweise, daß die Tiere im Freiland eine Unterbrechung der Fortpflanzungsaktivität im Hochsommer zeigen, so daß die im Terrarium ermittelte Fortpflanzungsrate im Freiland nicht in vollem Umfang realisiert würde. Auch in dieser Hinsicht sind vergleichende Freilanduntersuchungen an Kanarengeckos erforderlich.

Danksagung. H. Janßen, Dr. U. Joger und W. Bischoff haben uns wichtiges Tiermaterial geliefert. Prof. Dr. W. Koepcke und insbesondere Dr. A. Schlüter haben bei der Erstellung der Sonagramme unentbehrliche Hilfe geleistet. P. Barraqueta hat die spanische Zusammenfassung durchgesehen und I. Hamann-Schulz hat die Endfassung des Manuskriptes getippt. Ihnen allen sei auch hier herzlich gedankt.

Summary

During the successful breeding of the gecko species *Tarentola mauritanica*, *T. angustimentalis*, *T. annularis*, *T. delalandii*, *T. gomerensis*, *T. b. boettgeri* and *T. b. hierrensis* in captivity data on vocal signals, reproductive behaviour, reproduction rate and incubation were collected. — The acoustic communication system includes several types of distress calls and threat calls, which are poorly differentiated. No species-specific characters of such calls could be demonstrated. The male multiple calls (MCs) are described by the use of sonagrams. Call characters typical for the subgenera *Tarentola* s. str. and *Makariogecko* respectively are obvious, *T. annularis* is in many call characters as well as life history characters more similar to *Makariogecko* than to *Tarentola* s. str. — Female and juvenile single calls (SCs) are described from the *Tarentola* s. str. species, while in the other species only a female SC exists. In *T. b. hierrensis* even this is lacking. Mating behaviour, egg-laying in the soil and defence of the egg deposition place is similar in all observed species. — Reproduction rate of the *Tarentola* s. str. species is higher than in the other species, as far as data from captivity are concerned. This is caused by a longer reproduction period and a shorter time distance between the clutches. — In all species females with less than 6 cm SVL (*T. annularis* 8.5 cm SVL) have one egg per clutch, larger females often produce clutches of two eggs. — Egg size is negatively correlated with mean body size, if an interspecific comparison of the Canarian geckos is made. — The data are discussed, concerning hypotheses on intraspecific competition and its role in generating selective forces on reproduction strategies. — Some evidence is given that the temperature during egg developement may determine the sex of these geckos.

Resumen

Durante la cría de *T. mauritanica*, *T. angustimentalis*, *T. annularis*, *T. delalandii*, *T. gomerensis*, *T. boettgeri hierrensis* y *T. b. boettgeri* fueron reunidos datos sobre el comportamiento en la communicación y reproducción así como sobre la tasa reproductiva y sobre el desarrollo de los huevos. — En la systema de la comunicación acústica de las especies investigadas se han observado cantidad de gritos (distress call) y gritos amenazadoros (threat call) distintos pero mal diferenciados y sobre todo en la serie de llamadas emitadas por los machos (multiple call). Las series de llamadas de las especies son presentadas en sonagramas y descritas. En las llamadas existen características distintas para las espécies del subgénero *Tarentola* s. str. y del subgénero *Makariogecko.* En este aspecto *T. annularis* es muy similar a *Makariogecko.* — Las hembras y los jovenes de *Tarentola* s. str. tienen llamadas aisladas y breves (single call). En las especies de los otros subgéneros solamente las hembras tienen llamandas aisladas. Las hembras de *T. b. hierrensis* no tienen llamadas aisladas. — En todas las especies el comportamiento de apareamiento, la oviposición por enterramiento y la defensa del lugar de puesta es igual. — *T. mauritanica* y *T. angustimentalis* tienen una tasa de reproducción en el terrario más elevada que las otras especies debido a una prolongación de la epoca de reproducción y a un acortamiento en los intervalos de las puestas. — Hembras de 6 cm de la longitud de cabeza y cuerpo (CC) (*T. annularis* de 8,5 cm CC) ponen un huevo por puesta y hembras de más longitud ponen en general dos huevos por puesta. — En las salamanquesas de las islas canarias el tamaño de los huevos presenta una correlación negativa con la talla de los adultos. — Los datos de la reproducción intentan ser interpretados a traves de la competencia intraspecífica. — La cría de estas salamanquesas proporciona información sobre una posible determinación del sexo por medio de la temperatura empleada durante el desarrollo de los huevos.

Literatur

Angelini, F., G. Ciardia, O. Picariello & E. D'Alterio (1983): The annual spermatogenetic cycle of *Tarentola mauritanica* L. (Reptilia, Gekkonidae). I — The spermatogenetic cycle in Nature. — Amphibia-Reptilia 4: 171—184.

Bons, J., & H. Saint Girons (1982): Le cycle sexuel des reptiles males au Maroc et ses rapports avec la répartition géographique et le climat. — Bull. Soc. zool. France, 107: 71—86.

Fischer, H.-D. (1967): Noch einmal: Eiablage bei Geckos. — Aquar. Terrar. 14: 63.

Frankenberg, E. (1974): Vocalisation of males of three geographical forms of *Ptyodactylus* from Israel (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — J. Herpetol. 8: 59—70.

— (1978): Calls of male and female tree geckos, *Cyrtodactylus kotschyi.* — Isr. J. Zool. 27: 53—66.

— (1982): Vocal behavior of the Mediterranean house gecko, *Hemidactylus turcicus.* — Copeia 1982: 770—775.

Haacke, W. D. (1969): The call of the barking geckos (Gekkonidae: Reptilia). — Sci. Pap. Namib Desert Res. Sta. 46: 83—93.

Hiller, U. (1972): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Haftborstenentwicklung bei *Tarentola mauritanica* L. (Reptilia, Gekkonidae). — Z. Morph. Tiere 73: 263—278.

Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

— & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34: 459—468.

Klemmer, (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary islands. — In: Kunkel (ed.): Biogeography and ecology of the Canary Islands, S. 433—456. The Hague (Junk).

Marcellini, D. L. (1974): Acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus. — Herpetologica 30: 44*—52.

— (1977): Acoustic and visual display behavior of gekkonid lizards. — Amer. Zool. 17: 251—260.

Martínez Rica, J. P. (1974): Contribución al estudio de la biología de los gecónidos ibéricos (Rept., Sauria). — Publ. Centr. Pir. Biol. Exp. 5: 295.

Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. Senck. Naturf. Ges. 471: 1—108.

Nessing, R. (1961): Mein Mauergecko, *Tarentola m. mauritanica.* — Aquar. Terrar. 8: 203—205.

Nettmann, H.K. & S. Rykena (1979): Mauergeckos (*Tarentola mauritanica*), die ihre Eier im Sand vergraben (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Salamandra 15: 53—57.

Rieppel, O. (1981): *Tarentola mauritanica* (Linnaeus 1758) — Mauergecko. — In: Böhme, W. (ed.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 1, Echsen 1, S. 119—133.

— & C. Haller (1973): Offene Fragen zur Ökologie von *Tarentola m. mauritanica* (L.) 1758 (Reptilia: Gekkonidae). — Verh. Naturf. Ges. Basel 83: 119—124.

Salvador, A. (1974): Guia de los anfibios y reptiles espanoles. Madrid (Icona), 282 S.

Tinkle, D.W., H.M. Wilbur & S.G. Tilley (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. — Evolution 24: 55—74.

Werner, F. (1912): Lurche und Kriechtiere. — Brehms Tierleben, Bd. 4, 4. neubearb. Aufl., Leipzig und Wien.

Zimmmermann, H. (1984): Die Echsen von Teneriffa. Lebensraum, Verhalten, Fortpflanzung. — Aquar. Magazin 8, 84: 390—396.

Hans Konrad Nettmann und Silke Rykena, FB 2 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen, Postfach 330440, D-2800 Bremen 33.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 307—314	Bonn, Oktober 1985

Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands

by

Ulrich Joger

Introduction

The Selvages Islands, situated approximately 200 km north of Tenerife, have a local gecko population which was previously assigned to *Tarentola delalandii* (Dum. & Bib., 1836) (Bacallado & Oromi 1978). Recently these geckos were allied to *Tarentola boettgeri* Steindachner,1891, known from Gran Canaria and Hierro, because they share certain morphological characters, and described as *Tarentola boettgeri bischoffi* Joger, 1984.

Yet, unlike the other Makaronesian *Tarentola,* no live material of *bischoffi* was available previously. Thus the exact position of the Selvages gecko in the phylogram of the genus, based mainly on immunological comparisons of serum albumin (Joger 1984a), has remained uncertain.

Meanwhile Mr. G. Maul of Funchal, Madeira, had the great courtesy of sending 10 geckos alive from Selvagem Grande to the A. Koenig Museum, thus providing the material basis for additional biochemical-immunological investigations. The author feels extremely grateful to Mr. Maul for his kindness.

Methods

A) Serum Electrophoresis

Vertical polyacrylamid gel electrophoresis of blood serum was executed as described by Albrecht & von Hagen (1981). Three individuals of *bischoffi* were run simultaneously with the various Canary Island forms. Their plasma protein patterns could then be compared directly with each other.

B) Quantitative precipitin test

This test gives immunological distances which are roughly proportional to phylogenetic divergence times, as could be shown by Joger (1984a, 1985). Three monospecific rabbit antisera prepared against purified serum albumin were used: anti-*Tarentola a. annularis* (Egypt), anti-*Tarentola b. borneensis* (Branco, Cape Verde Islands), anti-*Tarentola delalandii* (Palma, Canaries). The quantitative precipitin test was executed as described by Prager & Wilson (1971), with the modifications of Joger (1984a). Nine heterologous probes (plus one homologous) could be tested at a time.

Immunological distances were expressed as reciprocal values of precent precipitation (100 % precipitation = homologous reaction = 0 % distance). Individual antisera showed considerable variation in their capability to differentiate between heterologous albumins. This was compensated by a reciprocity adjustment procedure. The reactivity of anti-*borneensis* serum was used as a standard; the other antisera were corrected by multiplying their distance values by a factor calculated to give equal values in reciprocal tests with *T. borneensis.*

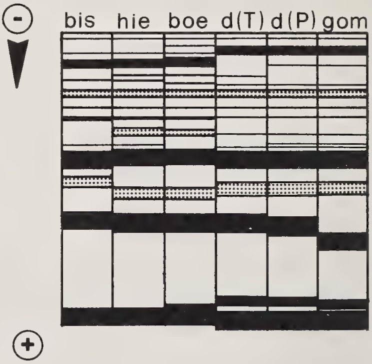


Fig. 1: Comparative PAGE serum protein pattern of *T. bischoffi* and the Canary geckos. Specific band patterns, combined from several individuals electrophoretic runs, are shown. bis = *bischoffi*, hie = *hierrensis*, boe = *boettgeri*, d (T) = *delalandii* (Tenerife), d (P) = *delalandii* (Palma), gom = *gomerensis.*

Results

Fig. 1 shows the electrophoretic pattern of *bischoffi* serum in comparsion with the Canary geckos. In spite of a high overall congruence, reflecting the relatively close affinities between the species concerned (all are members of the subgenus *Makariogecko* Joger, 1984b), the six populations can be subdivided into two electrophoretic pattern groups, one of them consisting of *bischoffi*, *hierrensis* and *boettgeri*, the other of *delalandii* and *gomerensis.* This does support the assignment of *bischoffi* to *boettgeri*, though the former shows more differences from the latter than *hierrensis* does.

The mean immunological distances derived from precipitin testing are summarized in Tab. 1. Some values gained with anti-*mauritanica* serum are also included, although this antiserum was no longer available for reaction with *bischoffi.*

T. boettgeri, both from Gran Canaria and from Hierro, generally show high immunological distances from the other species, indicating a large amount of amino acid differences. This is especially peculiar in the outgroup comparisons (*T. mauritanica* and *T. annularis*, which belong to different subgenera than the others). Theoretically, in these outgroup tests, all *Makariogecko* should share about the same distance from *annularis*, as they are considered offsprings of one common ancestor with *annularis* (the same applies to *mauritanica*).

These discrepancies with the "albumin clock" hypothesis (see Maxson et al. 1975) were discussed previously (Joger 1984a) and led to the hypothesis that serum albumin of *boettgeri* had underwent a higher evolutionary rate than other *Tarentola*.

As can be seen from its distance to *annularis*, *bischoffi* does not show the higher evolutionary rate of *boettgeri*, but stays in the "normal" range of *Makariogecko*. The latter is shown in the fourth line of Tab. 1.

In the fifth line of Tab. 1, an attempt was made to compensate for the exceptional high rates of *boettgeri* (correction factor F). If *boettgeri* values are divided by 1.31 1), the numerical values for anti-*mauritanica* serum (*T. b. boettgeri*), and of anti-*annularis* serum (mean of *T. b. boettgeri* and *T. b. hierrensis*), become virtually identical to those of the other *Makariogecko* tested. *T. boettgeri* values of anti-*delalandii* and anti-*borneensis* serum, if corrected likewise, get close to the distance values measured for *bischoffi*. However, the reaction of anti-*borneensis* serum against *bischoffi* is still far even from the corrected value.

An alternative adjustment was executed in the sixth line of Tab. 1, by subtracting 10 % of homologous reaction from each immunological distance that involves *boettgeri* (correction factor F'). The congruence with expected distance values is good, too, with the exception of anti-*delalandii* serum, where the distance of *bischoffi* appears too high, compared with the F' value of *boettgeri*.

Discussion

The results shown in Tab. 1 indicate that if *bischoffi* shares a common ancestor with *boettgeri* rather than with other Canary geckos — as is probable with regard to the electrophoretic pattern as well as to morphological characters 2) — the acceleration of the evolutionary rate observed in *boettgeri* must have occurred after its separation from *bischoffi*.

This acceleration deserves further discussion. It must be emphasized that it represents a unique case, at least within the genus *Tarentola*, in which a uniform evolutionary rate of albumin is fairly well documented (Joger 1984a).

Immunological distances are proportional to the number of amino acid differences between the species concerned (Prager & Wilson, 1971). A higher evolutionary rate, as suspected for *boettgeri* albumin, means that this species has accumulated an unusually large number of autapomorphic amino acids. This results in failure of a number of heterologous antibodies to react in precipitin reactions. However, that certain number of apomorphic amino acids

---

1) The justification of this correction was explained previously (Joger 1984a: 231f).

2) A unique character of *T. boettgeri* is its bluish-grey metallic eye colour (see Joger & Bischoff, 1983). This character state is not shared by *bischoffi*. The living specimens which became now available have dull greyish-brown eyes like other *Makariogecko*.

Table 1: Immunological distances (% of homologous reaction) of *Tarentola* albumins. Means of several precipitin tests (n in brackets). F and F': Correction factors for adjustment of *boettgeri* values; for explanation see text.

Antiserum against serum albumin of:	*T. borneensis*	*T. delalandii*	$\frac{\textit{T. bor.} + \textit{T. del.}}{2}$	*T. annularis*	*T. mauritanica*
Albumins in test:					
Gran Canaria	31.1 (3)	29.3 (5)	30.2 (8)	48.1 (2)	51.3 (1)
Hierro	30.6 (2)	31.0 (2)	30.8 (4)	36.3 (1)	—
Selvages	20.0 (1)	23.7 (3)	21.9 (4)	30.7 (2)	—
$\bar{x}$ (*bor./del.*)	(19.2)	(19.2)	—	32.2 (2)	39.2 (2)
F: $\frac{\bar{x}\text{ (G.C./Hierro)}}{1.31}$	23.5 (5)	23.0 (7)	23.3 (12)	32.2 (3)	39.2 (1)
F': $\bar{x}$ (G.C./Hierro)-10	20.9 (5)	20.2 (7)	20.5 (12)	32.2 (3)	41.3 (1)

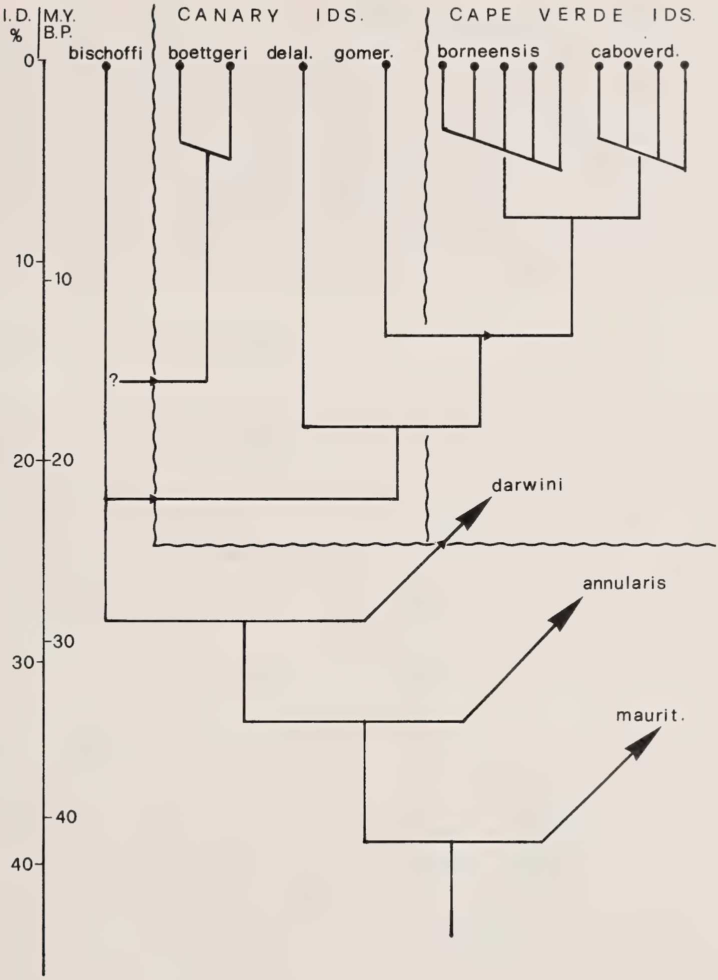

I.D. %
M.Y. B.P.
CANARY IDS.
CAPE VERDE IDS.
bischoffi
boettgeri
delal.
gomer.
borneensis
caboverd.
0
10
20
30
40
10
20
30
40
?
darwini
annularis
maurit.

Fig. 2: Position of *T. bischoffi* in the phylogram of *Tarentola*. Divergence points between species are set according to their mean adjusted immunological distance values (I.D. in percent of homologous reaction). Subspecific levels are not differenciated inter se. The hypothetical time axis shows maximum divergence times according to previous investigations (million years before present). Small arrows indicate invasion events of Canarian resp. Cape Verde archipelagos.

would constitute a larger fraction of the relatively low immunological distance between closely related species, than the part it would take in the higher distance between more distant species. Therefore, a distance-proportional correction factor like F may not be adequate.

If a certain number of amino acids has changed, an equivalent number of antibodies (e.g., a certain percentage of homologous reaction) is missing in the precipitate. Thus a correction by simply subtracting a constant distance value (F' in tab. 1) probably fits theoretical assumptions better.

One of several complicating factors is the unknown location of the mutated amino acids on the albumin molecule of *boettgeri.* A deletion or insertion of one single nucleic acid would result in several amino acid changes, but require only one mutation. It is therefore not unlikely that the extra mutated amino acids of *boettgeri* albumin are concentrated in one short sequence segment on the protein molecule.

Another difficulty is the fact that for anti-*mauritanica* and anti-*annularis* sera, no resp. one single distance value is available for *hierrensis.*

It shall be left undecided whether F or F' fits better to compensate for the assumed mutational shift of *boettgeri* albumins unless further data are available.

A phylogenetic tree (Fig. 2) can be derived directly from the adjusted immunological distances by the methods outlined previously (Joger 1984a, 1985b), as the distance values of different antisera harmonize with each other, making but one phylogenetic branching order probable. The calibration of the tree was taken from Joger (1984a), where also the theoretical justification for using the term "phylogenetic tree" instead of "dendrogram" is given. The time scale should be regarded as a maximum age hypothesis. Slightly younger branches would harmonize better with geological data about island ages (Schmincke 1976).

Due to lack of material, no antiserum could be produced against *boettgeri* and *bischoffi.* Therefore, the exact phyletic relation between them remains obscure. Yet *bischoffi* is obviously not as close to *boettgeri* as was previously thought. It is probably closer to *boettgeri* than to *delalandii*, but the F' adjusted values of *boettgeri* in Tab. 1 do not exclude the possibility that *boettgeri* in closer to *delalandii* than to *bischoffi.* In any case, there is good evidence that *bischoffi* must be regarded as a separate species, which is located at the base of the Makaronesian *Tarentola* radiation.

T. bischoffi exhibits a number of character states regarded as being plesiomorphic within *Makariogecko* (see Joger 1984a):

— Eye colour greyish-brown 2),
— "standard" dorsal pattern of five transverse patches (Fig. 3),
— keeled dorsal tubercles,
— low number of interorbital scales,
— low number of subdigital lamellae.

In general appearance, pholidosis and body size *bischoffi* is intermediate between *boettgeri* and *delalandi*, and could well be an ancestral form the more specialized ones are derived from.

The most probable hypothesis for the spreading of *Makariogecko* within Makaronesia, which was already outlined previously (Joger 1984c), is thus

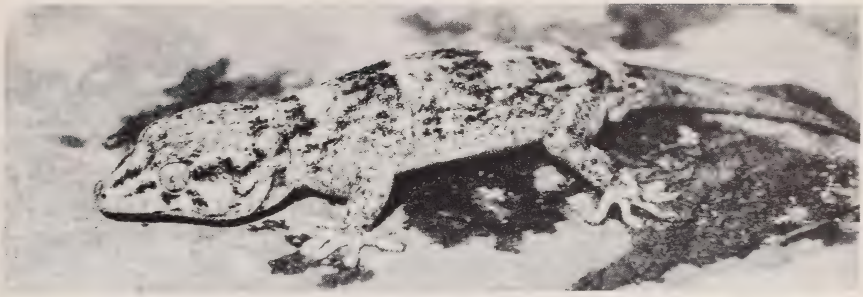


Fig. 3: Living *Tarentola bischoffi.*

confirmed. The origin of *Makariogecko* (except the relictary Cape Verdian species *T. darwini* Joger, 1984c) must have been the northernmost islands, viz. Madeira[3] and the Selvages. From there the prevailing southerly Canary Current could have carried at least two successful founder populations of geckos to the Canaries, the first of which gave rise to the *T. delalandii / T. gomerensis* lineage, the second to *T. boettgeri.* A predecessor of *gomerensis* likewise sent out colonist geckos which drifted southwards to reach the Cape Verde archipelago, where they happened to radiate into the polymorphic species *T. borneensis* and *T. caboverdiana.*

Zusammenfassung

Der Gecko der zwischen Madeira und den Kanaren gelegenen Selvages-Inselgruppe, beschrieben unter dem Namen *Tarentola (Makariogecko) boettgeri bischoffi* Joger, 1984, wurde einer vergleichend serologisch-immunologischen Analyse unterzogen. Die Platten-PAA-Gelelektrophorese bestätigte, daß *bischoffi* eine hohe Affinität zu *boettgeri* von den Inseln Gran Canaria und Hierro hat. Jedoch zeigte die quantitative Immunpräzipitation des Serumalbumins, daß *bischoffi* nicht die bei *boettgeri* beobachtete erhöhte Albumin-Evolutionsrate aufweist, sondern seine Immundistanzen im „normalen" Bereich von *Makariogecko* liegen. Er sollte daher artlich von boettgeri unterschieden werden. Zwei alternative Korrekturfaktoren der Immundistanzwerte von *boettgeri* werden diskutiert. Nach den korrigierten Werten erscheint ein gemeinsamer Abzweig von *boettgeri* und *bischoffi* möglich, doch bleibt die exakte Position von *boettgeri* im Phylogramm unklar. *T. bischoffi* jedoch stellt mit hoher Wahrscheinlichkeit die ursprünglichste lebende Art (mit Ausnahme von *T. darwini*) der kanarisch-kapverdischen *Tarentola*-Radiation dar, womit die Hypothese bestätigt ist, daß *Makariogecko* die makaronesischen Archipele sukzessiv von Norden nach Süden besiedelt hat. Die immunologische Datierung läßt auf eine Trennung der beiden Stammbaumäste *bischoffi-boettgeri* und *delalandii-borneensis* vor maximal 23 Millionen Jahren schließen.

---

[3] The existence of an indigenous gecko population on Madeira is far from certain (Maul, pers. comm.). It is, however, possible that such a population was extermined there by the cool climatic conditions in the Pleistocene.

Resumen

La salamanquesa de las Islas Salvajes, que se encuentran entre Madeira y las Islas Canarias, la cual había sido descrita como *Tarentola (Makariogecko) boettgeri bischoffi* Joger 1984, fué sometida a un estudio serológico e imunológico. La Electroforesis en placas de gel PAA confirmó que *bischoffi* tiene gran afinidad con *boettgeri* de las islas Gran Canaria y Hierro. Sin embargo la precipitación imunológica cuantitativa de la albúmina del suero demostró que *bischoffi* no posee la tasa acelerada de evolución de las albúminas de *boettgeri* sino que se encuentran dentro del rango "normal" de Makariogecko. Por esto fué separada de *boettgeri* como especie aparte. Se discuten dos factores de corrección de las distancias imunológicas de *boettgeri*. Al corregir los valores se hace probable una ramificación común de *boettgeri* y *bischoffi*, sin que la posición exacta de *boettgeri* en el filograma quede esclarecida, pero se puede afirmar como altamente probable, que (a excepción de *T. darwini*) *T. bischoffi* sea la especie viviente más primitiva de la radiación del género *Tarentola* de las Islas Canarias y del Cabo Verde. Esto afirma la hipótesis que *Makariogecko* ha invadido los Archipiélagos de Macaronesia sucesivamente de Norte a Sur. El método imunológico conduce a la conclusión de que ambas ramas, *bischoffi-boettgeri* por un lado y *delalandii-borneensis* por el otro se han bifurcado hace máximo 23 millones de años.

References

Albrecht, H. & H.O. von Hagen (1981): Differential weighting of electrophoretic data in crayfish and fiddler crabs (Decapoda: Astacidae and Ocypodidae). — Comp. Biochem. Physiol. 70 B: 393—399.

Bacallado, J.J. & P. Oromi (1978): Breve nota ornitologica y herpetologica sobre las Islas Salvajes. — In: Museo de Ciencias naturales del Cabildo Insular de Santa Cruz de Tenerife: Contribución al estudio de la Historia Natural de las Islas Salvajes, pp. 195—209. Aula de Cultura de Tenerife.

Joger, U. (1984a): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Sauria: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

— (1984b): Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. 35 (1—3): 129—174.

— (1984c): Die makaronesische Radiation der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Cour. Forsch-Inst. Senckenberg 71: 91—111.

— (1985): The African Gekkonine radiation — preliminary results on its phylogeny, based on quantitative immunological comparisons of serum albumin. — In: Schuchmann, K.-L. (ed.): Proc. Int. Symp. African Vertebr., Bonn: 479—494.

— & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn zool. Beitr. 34 (4): 459—468.

Maxson, L.R., Sarich, V.M. & A.C. Wilson (1975): Continental drift and the use of albumin as an evolutionary clock. — Nature 255: 397—399.

Prager, E.M. & A.C. Wilson (1971): The dependence of immunological cross-reactivity upon sequence resemblance among lysozymes. — J. Biol. Chem. 246: 5978—5989.

Dr. Ulrich Joger, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1, West Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 315—336	Bonn, Oktober 1985

La variación de *Chalcides sexlineatus* en la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias)

por

L.F. López-Jurado & M. Báez

Introducción

La irrupción de los escíncidos canarios en la literatura herpetológica tuvo lugar por medio de Gravenhorst (1851) con la descripción de *Gongylus viridanus* de la isla de Tenerife y hemos de esperar hasta 1891 en que Steindachner con dos trabajos describe las variedades de esta especie en la isla de Gran Canaria. Analizaremos con detalle estos artículos que, como veremos, constituyen los primeros datos existentes sobre el politipismo de *Chalcides sexlineatus.*

Steindachner (1891 a) describe a *Chalcides viridanus* sp. Gravenhorst, var. nova *sexlineata*; *Chalcides viridanus* var. *simonyi* y *Chalcides viridanus* var. *bistriata.* En un trabajo más extenso que el anterior (Steindachner 1891 b) detalla las características de la variatio *sexlineata* de la Caldera de Tirajana y del Barranco de Mogan con 6 bandas longitudinales verde blancuzcas y de brillo metálico en el dorso. La parte superior de la cola es verde azulado metálico siempre con 28 filas de escamas alrededor del cuerpo y de 69 a 75 ventrales. La variatio *simonyi*, basada en dos ejemplares solamente, se diferencia de la anterior sólo por la ausencia de rayas longitudinales en la parte central de la superficie dorsal, que tiene color verde oliva o parduzco. Estos dos ejemplares fueron encontrados junto a los de la variedad anterior. La variatio *bistriata* se caracteriza principalmente por la existencia de una franja muy estrecha, nítida y de color claro a cada lado de la superficie dorsal. Dice que hay dos tipos de coloración en ésta variedad. Una de ellas que llama *nigrescens* se da solo en la Isleta y es de pequeño tamaño comparada con la otra variedad que denomina *pallens* y que se encuentra en los alrededores de Arguineguín, Tafira, Santa Brígida, San Mateo y en la Caldera de Tejeda. De *sexlineatus* utilizó para la descripción 20 ejemplares, de *simonyi* 2 y de *bistriata* 40. Añade por último que en la mitad oeste de la Isleta y en la parte inferior de la Caldera de Tirajana hay ejemplares de la variedad *bistriata* (*pallens*), y da a las tres variedades el carácter de formas locales diferenciadas.

Posteriormente Boettger & Müller (1914) elevan a la categoría específica la variedad *sexlineata* de Steindachner con el nombre de *Chalcides sexlineatus*, dando como localidad típica la Caldera de Tirajana. Señalan ambos autores como la más primitiva forma, basados en el color, la fase llamada *bistriata*, y mencionan por primera vez la garganta de color ocráceo-amarillenta de *sexlineatus*. Añaden que la variedad *nigrescens* se refiere a individuos melánicos de este tipo y no nombran a la variedad *simonyi*, volviendo a resaltar, refiriéndose a *sexlineatus* el color de la garganta ocráceo amarillento.

Boulenger (1920) denomina a la variedad *simonyi* como la forma característica de Gran Canaria, y dice que tiene de 28 a 34 filas de escamas. Posteriormente Mertens (1921) generaliza a *Chalcides viridanus* como el eslizón de Canarias y hay que esperar a otro trabajo del mismo (Mertens 1928) en el que ya determina a *Chalcides sexlineatus* como la forma de la isla de Gran Canaria.

Bertin (1945, 1946) dice que *Chalcides sexlineatus* habita en Gran Canaria, donde "la diversidad de hábitats ha determinado su fraccionamiento en tres variedades y dos subvariedades" y en definitiva recoge los datos de Steindachner (1891 b). Detalle interesante cuando Bertin asegura que "*Chalcides sexlineatus* conduce a *Chalcides simonyi* y despues a *Chalcides bistriatus*", tratando dicho autor a *simonyi* y *bistriatus* como subespecies de *Chalcides sexlineatus*.

Salvador (1974) cita a *sexlineatus* como subespecie de *viridanus* al igual que López-Jurado et al. (1980), y Klemmer (1976) sin mencionar el politipismo de la especie lo llama *sexlineatus*. Pasteur (1981) recoge las citas de Steindachner (1891 a, b) al mencionar la interesante variación clinal de la especie y por último Rogner (1982) dice que existen dos formas de *sexlineatus*, una en la costa y otra en el interior; y el mismo autor (Rogner 1983) analiza someramente las características e interrelaciones de algunas especies de *Chalcides* de España, Marruecos y Canarias.

Dentro de los estudios que estamos realizando sobre la herpetofauna canaria, uno de los temas más interesantes es el de la distribución y ecología de los escíncidos y concretamente la variación clinal de *Chalcides sexlineatus* como excelente ejemplo de radiación adaptativa en una pequeña isla.

Area de estudio

La isla de Gran Canaria se encuentra situada en una posición geográfica intermedia en el archipiélago canario, entre los paralelos 28 ° 11' y 27 ° 44'N y los meridianos 15 ° 22' y 15 ° 49'W aproximadamente. Su superficie es de 1532 kms^2 y presenta un relieve muy escarpado con una altitud máxima sobre el nivel del mar de 1949 metros situado este punto muy cercano al centro de la isla, lo que le da una forma cónica (figura 1).

La edad geológica máxima de ésta isla ha sido fijada por el método del Potasio-Argón en unos 16 millones de años (Abdel-Monem et al. 1971), aunque algunos estudios inmunológicos sobre el género *Tarentola* parecen sugerir una edad máxima de, al menos 20 millones de años (Joger & Bischoff 1983). En ésta isla hay que distinguir dos zonas; la Paleocanaria de relieve muy accidentado y ocupando la mitad sur y oeste de la misma formada geológicamente por coladas y piroclástos basálticos y sálicos de edades superiores a los 10 millones de años y con una morfología de barrancos muy encajados limitados por grandes farallones. En segundo lugar la Neocanaria con edades generalmente inferiores a 5 millones de años, que se extiende por el centro, norte y este de la isla y donde los barrancos son también muy numerosos pero mucho menos erosionados que en la Paleocanaria.

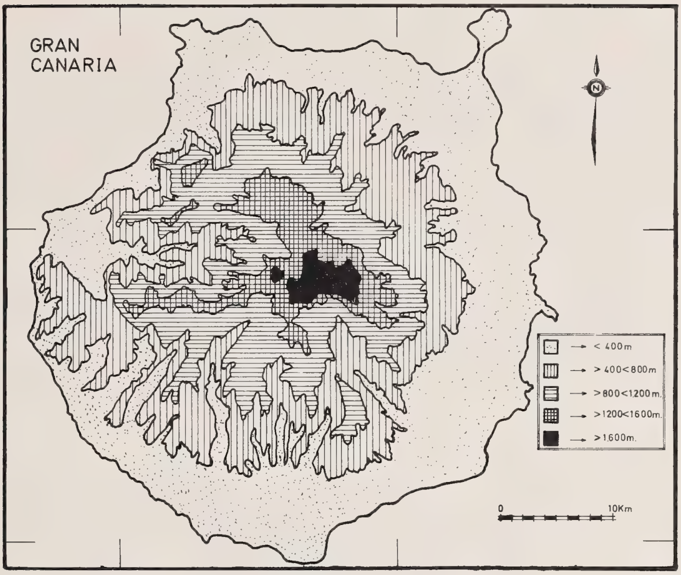


Fig. 1. — Curvas de nivel cada 400 metros de la isla de Gran Canaria.

Además de estas características, la situación geográfica de Gran Canaria y su altitud, condicionan por la acción de los vientos alisios la existencia de diferencias muy acusadas precisamente entre estas dos zonas en lo que se refiere a condiciones ambientales y vegetación, de modo que existe un clarísimo gradiente ecológico (figura 2).

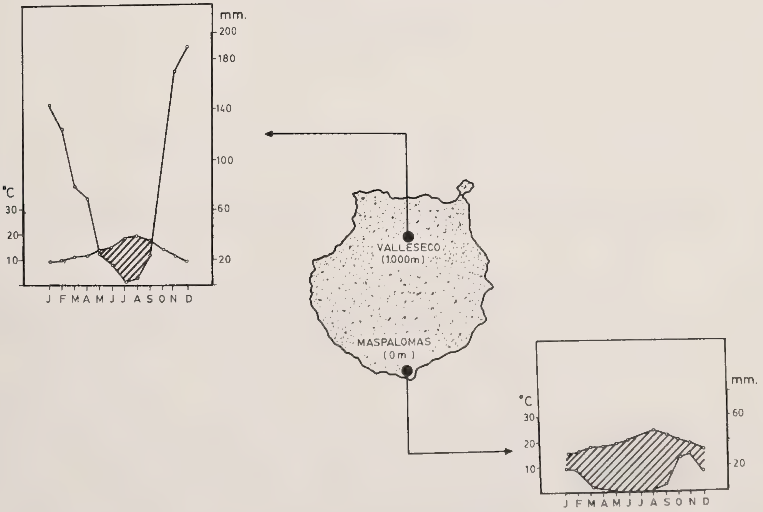


Fig. 2. — Diagramas ombrotérmicos representativos de la temperatura y pluviosidad anual en el norte (Valleseco) y el sur (Maspalomas) de la isla de Gran Canaria. En rayado el periodo árido.

Material y metodos

Los eslizones han sido capturados irregularmente entre los años 1982 y 1984 y se han obtenido en total 383 ejemplares. Las poblaciones muestreadas fueron 34 (figura 3) según la distribución en altitud y número de individuos para cada localidad que mostramos en el cuadro 1. Los animales capturados eran fotografiados en vivo y se anotaban los datos referentes a color y diseño. Posteriormente, una parte de los mismos era conservada y el resto eran liberados en sus respectivos lugares de origen. A todos los animales se les tomaron las medidas de longitud hocico-cloaca, longitud del píleo, anchura de la cabeza, distancia entre las inserciones de los miembros anterior y posterior de un mismo lado y peso. Las escamas que se contaron fueron el número de éstas alrededor del centro del cuerpo y el número de ventrales. Otras caracteristicas tanto de biometría como de folidosis fueron asímismo cuantificadas pero no se han utilizado por considerarlas de menor interés en el contexto básico de éste estudio.

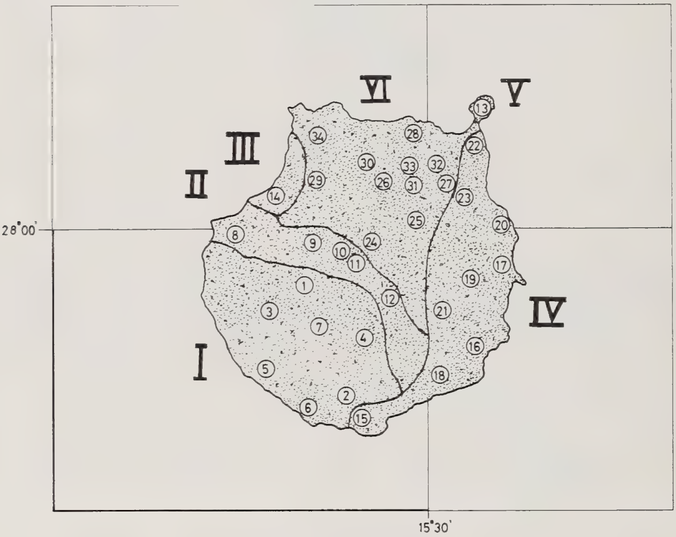


Fig. 3. — Localización geográfica de las 34 poblaciones de *Chalcides sexlineatus* analizadas en éste estudio y grupos (I a VI) en que las hemos incluido.

Cuadro 1. — Distribución en altitud de los animales utilizados en este trabajo. Group = Grupo de poblaciones; N° Pop. = número de poblaciones en cada grupo; Altitude = rango de altitud en que se encuentran las poblaciones de cada grupo; Y = individuos juveniles; ? = individuos de sexo no determinado.

GROUP	N° POP.	ALTITUDE	♂♂	♀♀	Y	?
I	7	100—900	29	29	19	25
II	5	50—1700	23	24	9	5
III	1	50	3	2	1	—
IV	9	50—300	38	35	18	12
V	1	100	3	2	1	—
VI	11	50—1400	23	26	8	48

Los animales conservados fueron sexados como machos, hembras y juveniles considerados estos como los animales con un peso igual o inferior a 2 gramos. Los eslizones no conservados fueron considerados como indeterminados.

Los análisis de biometría y folidosis se realizaron en el Departamento de Bioestadística del Colegio Universitario de Las Palmas y se utilizaron los programas P7M de la serie BMDP (Dixon y Brown, 1979) y Condescriptive, t-Test, Oneway y NPAR-Test de la serie SPSS (Nie et al., 1979).

Resultados

1. Colorido y diseño, descripción

En base al colorido y diseño observado en vivo en los ejemplares capturados hemos dividido nuestras 34 poblaciones en 6 grupos que las engloban según sus coincidencias en estos caracteres : I (Sur), II (Centro), III (Noroeste), IV (Este), V (Isleta) y VI (Norte) (Ver figura 3).

a) Sur

El diseño y colorido de los ejemplares pertenecientes a este grupo lo describimos primeramente sobre los ejemplares de la población de Arguineguín. Los animales constan dorsalmente de 6 lineas de escamas marrones perfectamente definidas sobre fondo negro, color que forma lineas alternadas con las anteriores y de similar grosor. A veces no existen estas lineas negras debido a que el color marrón ocupa por completo cada escama. En estos casos el color negro se distribuye exclusivamente por los contornos de todas las escamas y en estos animales se cuentan diez filas de ellas de color marrón en la mitad dorsal del tronco. Esto es debido a que cada linea negra ocupa solo parcialmente y no de manera completa cada fila de escamas. Ambas lineas dorsolaterales presentan a veces un color beige más conspicuo sobre todo en la mitad anterior del mismo. Ocasionalmente estas lineas se hacen dobles desde la mitad del tronco y hacia la cola.

Lateralmente existe una banda que ocupa de tres a cuatro filas de escamas de color negro bastante uniforme, separada del vientre por otra fila de escamas de color beige a cada lado similar a las dorsolaterales.

La cola es de color verde o azul en proporciones similares. El color azul puede ser celeste o metálico y en la parte dorsal se continúan a veces las lineas negras dorsales en su tercio proximal.

Las partes inferiores, tanto la garganta como el vientre, son de color gris azulado o gris oscuro. Solo la placa mentoniana es de color naranja débil. A veces el color de la cola se continúa irregularmente por el vientre hasta aproximadamente su mitad.

En las demás poblaciones pertenecientes a éste grupo, la anchura de las lineas dorsales de escamas marrones disminuye a costa del aumento de grosor de las negras, aunque siguen siendo lineas ininterrumpidas. En estos lugares el color de la cola es predominantemente azul, excepto en Mogan y Cueva Niñas donde la relación de color azul/verde es de 3/5 en ambas. Conviene decir aquí, que el color verde o azul de la cola se pierde a las pocas semanas de colocar a los animales en cautividad[1], lo que hace suponer un control ambiental del mismo. De este modo probablemente la relación del color de la cola azul o verde en las poblaciones naturales podría estar sujeto a variaciones motivadas por factores ecológicos aún por determinar (condiciones ambientales, predación, comportamiento intraespecífico, densidad de población, etc.).

b) Centro

Las formas de *Chalcides sexlineatus* que viven en los valles de la Aldea y de Tirajana situados respectivamente al oeste y al este de Gran Canaria, presentan un colorido y diseño muy similar.

Las caracteristicas dorsales y dorsolaterales del grupo Sur se mantienen sobre animales que alcanzan mayor tamaño (ver apartado de Biometría), aunque en el centro del dorso frecuentemente las lineas negras suelen ser de menor anchura que las marrones. Tienen la garganta de color amarillo naranja y el vientre es gris claro o gris oscuro indistintamente. Hay 9 colas verdes por cada una azul en la Aldea, y en Tirajana esta proporción es aproximadamente de 1:1.

Los ejemplares de Acusa son similares a los anteriores aunque no llegan a ser tan grandes y tienen las colas en la proporción de 1:2 para los colores azul/verde.

En la Caldera de Tejeda los eslizones presentan un diseño similar al anteriormente descrito, aunque algunos animales tienen un color marrón uniforme en la mitad posterior y dorsal del cuerpo debido a un engrosamiento a este nivel de las lineas marrones dorsales a costa de las negras. La cola es de color verde algo oscuro en todos los individuos.

Por último en el Roque Nublo los ejemplares siguen manteniendo el color amarillo naranja exclusivamente en la garganta y en el dorso existe ya un incipiente polimorfismo intrapoblacional según el cual éste puede ser de color marron oscuro uniforme o bien mantener la alternancia negro-marron aunque en lineas no muy bien definidas. El vientre es gris oscuro y la cola es verde muy oscuro en todos los animales capturados.

c) Noroeste

Existe una banda a cada lado del dorso formada por 1 o 2 filas de escamas de color blanco sucio muy conspicuas. Entre éstas se dispone una zona de color marrón o marrón claro bastante uniforme sin color negro en lineas. Lateralmente la banda negra es muy manifiesta y el color del vientre puede ser gris claro o gris muy oscuro. La garganta es de color naranja muy vivo y la cola es del color correspondiente al dorso y al vientre, aunque se han observado algunos individuos juveniles con colas de tonalidades verdosas.

d) Este

La población de Maspalomas presenta una pérdida brusca del color azul o verde de la cola en el 80 % de los animales capturados; el resto mantiene este

---

1) Terrario de interior en condiciones no similares a las naturales.

color bien en su totalidad o bien ocupando solo la mitad distal de la misma. Por otro lado, el diseño dorsal similar al definido para el grupo Sur, presenta ya interrupciones con cierta frecuencia en la continuidad de las lineas marrones dorsales. La anchura de la banda negra lateral es variable entre 2 y 6 filas de escamas. Las partes inferiores, incluida la garganta, siguen siendo idénticas a las poblaciones del grupo Sur.

En el resto de las poblaciones de este grupo, las lineas dorsales se van interrumpiendo rápidamente adquiriendo los animales tonalidades marrón claro, marrón oscuro e incluso cobrizo; a veces uniforme y a veces (la mayor parte de los casos) con abundantes manchitas de color beige bordeadas de negro. Las dos lineas dorsolaterales se mantienen como tales o bien formando lineas más anchas y más o menos conspicuas. El color negro de las bandas laterales no es uniforme y esta bastante moteado. Las partes inferiores son de color uniformente gris azulado o gris oscuro (Maspalomas y Juan Grande) o con la garganta de color amarillo u ocráceo (Arinaga, Aguayro, Melenara, Playa del Hombre y Barranco Seco). En Ingenio este color se extiende aunque muy débilmente, hasta aproximadamente la mitad del vientre así como en Jinamar (población no representada en los análisis) y en Marzagan, donde se capturan individuos con dorsos de color marrón oscuro uniforme. La cola es del mismo color o tonalidad que este, aunque además de la salvedad señalada para Maspalomas, en Juan Grande, localidad situada frente a la terminación del barranco de Tirajana, un 20 % de los animales presentan en ésta una tonalidad débilmente azulada o verdosa.

e) Isleta

Los individuos de esta ”isla” tienen dorsalmente una linea delgada a cada lado de escamas de color beige que no es muy neta y algunas veces ocupa todo lo largo del dorso pero por lo general solo llega hasta la mitad del mismo. Entre estas, el color es generalmente negro intenso aunque ocasionalmente se observan unos débiles esbozos de lineas de escamas marrones. Lateralmente los individuos manifiestan una banda negra casi uniforme. La cola es negra y el vientre es de color gris muy oscuro o negro. La garganta es amarilla con algunas escamas negras distribuidas irregularmente.

f) Norte

Es el grupo de diseño dorsal más variable aunque dentro de unos límites bien definidos. La tonalidad general del dorso varía desde el cobrizo hasta el negro, pasando por el marrón claro y el marrón oscuro. Estos colores pueden presentarse uniformes o bien interrumpidos por manchitas unas veces marron claro o beige y otras veces negras. En algunas localidades como Teror y alrededores, existe una cierta constancia consistente en una tonalidad dorsal marrón apreciándose tres bandas negras en el centro del dorso intercaladas con bandas marrones de menor anchura en las que se intercalan algunas escamas negras. Las lineas dorsolaterales pueden existir o no como tales. El color del vientre y de la garganta es predominantemente naranja vivo en su totalidad, aunque son relativamente abundantes los animales que presentan en esta parte de su cuerpo un color amarillo o incluso rosado. En las poblaciones de mayor altitud (Cueva Grande por ejemplo) algunos individuos pierden este color en la mitad posterior del vientre. Lateralmente, la banda negra caracteristica de los grupos anteriores no se aprecia tan netamente debido a la gran abundancia de manchitas negras y beiges en esta parte del cuerpo. La cola es de color marrón claro, marrón oscuro o negra según el correspondiente color dorsal.

En la figura 4 se han esquematizado los rasgos generales de cada uno de los grupos de poblaciones descritos anteriormente.

2. Folidosis

La folidosis ha sido estudiada sobre dos caracteres: el número de escamas alrededor del centro del cuerpo (SRMT) y el número de escamas ventrales (V). El valor medio, el campo de variación, el número de animales examinado para estos caracteres y el índice SRMT/V para cada una de las 34 poblaciones se ha expresado en el cuadro 2. Tres análisis de varianza realizados sobre las variables folidóticas en los 4 grupos de poblaciones mejor representados comparando los machos de todos los grupos, las hembras de los mismos y con ambos sexos combinados respectivamente, revelan (cuadro 3) que las diferencias entre los animales de un mismo sexo en los 4 grupos de poblaciones son muy significativas, así como las diferencias entre el conjunto de individuos estudiados de cada grupo independientemente del sexo. Pese a estas diferencias, los análisis internos para comparar estos mismos caracteres entre machos y hembras del mismo grupo de poblaciones no han dado resultados estadísticamente significativos en ningun caso (ver cuadro 4), por lo que no existe dimorfismo sexual en estas variables.

Tampoco existe correlación positiva entre las medidas de biometría utilizadas en este estudio (ver apartado siguiente) y los valores de la folidosis en ningún grupo de poblaciones. Es muy significativo, sin embargo que en los grupos cuya distribución espacial incluye poblaciones con grandes diferencias altitudinales (Sur, Centro y Norte), el número de escamas ventrales está significativamente correlacionado con la altitud sobre el nivel del mar de la población correspondiente, es decir, varían conjuntamente (Sur, $r=0.663$; Centro, $r=0.945$; Norte, $r=0.842$). Por el contrario no existe correlación significativa en la variación entre la altitud y el número de escamas alrededor del cuerpo (aunque presumimos que sí existiría entre este valor folidótico y la humedad del microhábitat donde viven).

La variación de la relación SRMT/V en las poblaciones integradas en cada uno de los 6 grupos se muestra junto a la variación por separado de cada uno de los dos caracteres en la figura 5. Si bien estos dos últimos muestran un gradualismo de cambio bastante manifiesto, éste se pone especialmente de relieve en la representación gráfica de la relación SRMT/V. En ésta, ninguna de las 7 poblaciones del grupo Sur supera el valor medio de 0.39, mientras que todas

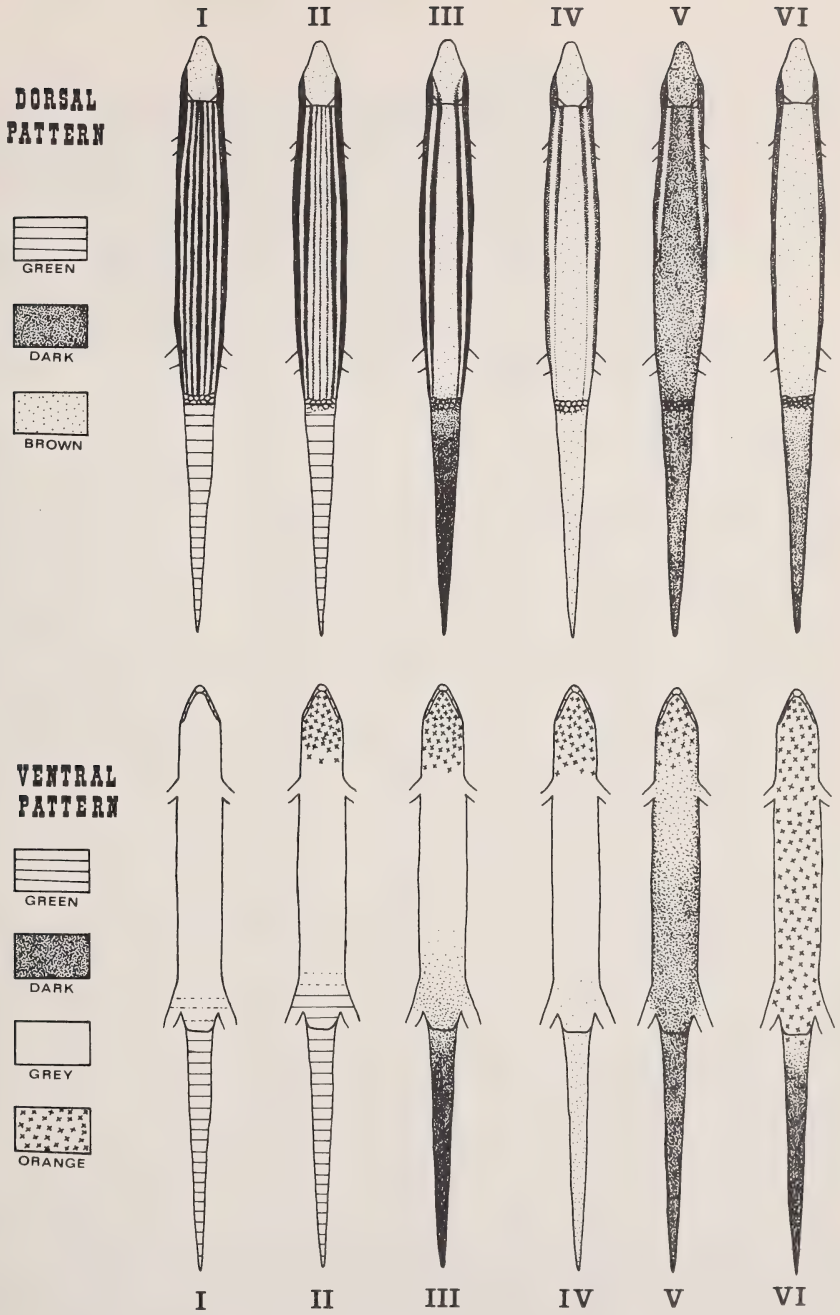

I
II
III
IV
V
VI
DORSAL PATTERN
GREEN
DARK
BROWN
VENTRAL PATTERN
GREEN
DARK
GREY
ORANGE
I
II
III
IV
V
VI

Fig. 4. — Fenotipos representativos de cada grupo de poblaciones en diseño y colorido. Ver texto.

Cuadro 2. — Valores de folidosis para cada población. N° = número de la población; SRMT = número de escamas alrededor del centro del tronco; V = número de escamas ventrales. $\bar{x}$ = valor medio; C.V. = campo de variación; n = número de animales analizados de cada población para estos caracteres. Los nombres de las poblaciones son: (1) Cueva Niñas; (2) Tablero; (3) Mogán; (4) Fataga; (5) Tauro; (6) Arguineguín; (7) Cercados Espino; (8) Aldea; (9) Acusa; (10) Caldera Tejeda; (11) Roque Nublo; (12) Tirajana; (13) Isleta; (14) Risco; (15) Maspalomas; (16) Arinaga; (17) Melenara; (18) Juan Grande; (19) Ingenio; (20) Playa Hombre; (21) Aguayro; (22) Barranco Seco; (23) Marzagan; (24) Cueva Grande; (25) Santa Brigida; (26) Teror; (27) Jardín Canario; (28) Bañaderos; (29) Berrazales; (30) Osorio; (31) Visvique; (32) Tamaraceite; (33) Arucas; (34) Gáldar.

SRMT				V			SRMT/V
N°	$\bar{x}$	C.V.	n	$\bar{x}$	C.V.	n°	$\bar{x}/\bar{x}$
1	26.8	26−28	5	73.0	70—78	5	0.37
2	26.7	26−28	11	71.9	68—76	11	0.37
3	26.5	25−28	6	70.8	68—74	6	0.37
4	27.0	26−28	7	71.7	70—73	7	0.38
5	26.8	26−28	16	69.5	67—72	16	0.39
6	27.1	26−29	39	70.1	66—73	39	0.39
7	26.8	25−29	7	69.0	66—72	7	0.39
8	27.4	26−29	18	72.1	68—76	18	0.38
9	29.6	28−30	5	74.8	74—76	5	0.40
10	30.1	30−31	7	75.2	72—78	7	0.40
11	30.1	30−31	10	75.8	72—79	10	0.40
12	28.0	26−30	21	74.0	71—78	21	0.38
13	29.3	28−30	6	69.2	65—73	6	0.42
14	29.2	28−30	6	72.8	71—75	6	0.40
15	27.2	26−28	18	71.5	68—74	18	0.38
16	29.3	28−32	18	74.7	71—79	18	0.39
17	30.1	29−32	13	76.2	72—80	13	0.40
18	28.4	26−31	16	70.7	66—74	16	0.40
19	29.7	28−31	4	72.7	71—75	4	0.41
20	30.6	30−31	5	75.0	74—76	5	0.41
21	28.0	28	1	67.0	67	1	0.42
22	31.3	30−32	6	73.6	72—75	6	0.43
23	32.1	30−34	10	73.6	70—78	10	0.44
24	34.5	32−38	6	83.2	81—85	6	0.41
25	33.0	30−36	23	77.4	74—85	29	0.43
26	34.6	33−37	8	81.0	72—85	8	0.43
27	32.8	32−34	6	76.0	74—78	6	0.43
28	33.6	32−35	6	76.5	75—78	6	0.44
29	34.7	33−36	4	79.0	78—81	4	0.44
30	34.0	34	1	78.0	78	1	0.44
31	33.8	32−35	7	76.0	73—78	7	0.44
32	34.3	32−36	14	76.6	74—78	14	0.45
33	34.6	33−36	9	76.1	74—78	9	0.45
34	34.7	33−36	10	76.1	74—78	10	0.46

las poblaciones del grupo Norte dan un valor medio superior a 0.41. En el grupo Este las medias varían entre 0.38 y 0.44. Los grupos Noroeste e Isleta, al constar de una sola población analizada con sólo 6 ejemplares cada una, los valores obtenidos con este índice no los consideramos muy representativos. Por último, las 5 poblaciones agrupadas en Centro, denotan una curiosa variación clinal (dentro de la clina general) para este indice, que obtiene valores superiores e iguales entre sí en las poblaciones de Acusa, Tejeda y Nublo; las cuales comparten la característica de estar situadas por encima de los 1000 metros de altitud, mientras que las poblaciones Aldea y Tirajana situadas por debajo de los 500 metros muestran una SRMT/V de 0.38 en ambos casos.

Cuadro 3. — Análisis de varianza comparando los valores de folidosis entre los animales del mismo sexo de los 4 grupos principales y el total de los ejemplares (incluidos juveniles e indeterminados).

♂♂	SRMT	F = 85.731	$p < 0.001$
	V	F = 44.794	$p < 0.001$
♀♀	SRMT	F = 75.005	$p < 0.001$
	V	F = 28.424	$p < 0.001$
TOTAL	SRMT	F = 390.840	$p < 0.001$
	V	F = 114.308	$p < 0.001$

Cuadro 4. — Análisis de varianza para detectar dimorfismo sexual en la folidosis en cada uno de los 4 grupos principales de poblaciones.

		t	fd	P
I	SRMT	0.52	54	0.607
	V	—1.52	54	0.135
II	SRMT	—0.35	45	0.725
	V	—1.55	45	0.128
IV	SRMT	—0.87	68	0.390
	V	—0.74	68	0.465
VI	SRMT	0.02	37	0.987
	V	1.29	42	0.205

3. Biometría

La biometría se ha estudiado sobre las medidas siguientes: longitud hocico-cloaca (SVL), longitud del píleo (HL), anchura de la cabeza (HW), distancia entre las inserciones en el tronco de los miembros anterior y posterior de cada lado (DBL) y peso (W). Los valores por sexo para cada grupo de poblaciones se han representado en el cuadro 5, exceptuando a las poblaciones de Isleta y Noroeste. La prueba t entre los valores medios de cada caracter para machos y hembras

Cuadro 5. — Biometría de las poblaciones. X = media, DT = desviación típica; CV = campo de variación; n = número de individuos. Ver apartado de biometría.

		SVL				HL			
		X	DT	CV	n	X	DT	CV	n
SUR	♂	61.9	6.8	51.7—74.6	30	9.0	1.0	7.0—11.1	27
	♀	69.5	6.7	56.4—79.0	28	9.3	0.6	7.8—10.4	26
CENTRO	♂	70.6	8.1	51.0—80.1	23	9.8	1.0	7.6—12.0	23
	♀	71.4	6.3	59.5—82.5	24	9.6	0.6	8.3—11.0	24
ESTE	♂	67.9	8.1	51.2—85.0	38	9.9	0.9	8.2—11.8	35
	♀	70.4	9.4	53.1—92.4	35	9.8	1.2	7.4—12.3	35
NORTE	♂	74.0	11.1	52.0—92.4	23	11.4	1.5	8.2—14.0	23
	♀	72.4	8.3	58.0—93.0	25	10.6	0.9	8.8—13.1	25

dentro de cada grupo ha dado los resultados que se expresan en el cuadro 6. Se puede observar que el dimorfismo sexual es patente en el grupo Sur para los valores de SVL, DBL y W (favoreciendo a las hembras en todos los casos). Subdividiendo el grupo Centro que en su conjunto no manifiesta dimorfismo sexual, en tres subgrupos constituidos por las poblaciones de Aldea por un lado, Acusa, Tejeda y Nublo por otro y finalmente Tirajana, vemos que en la Aldea sí existe dimorfismo sexual para los valores de HL y HW (ver cuadro 6). Conviene recordar que mientras el barranco de la Aldea se abre directamente al mar, el de Tirajana lo hace a los llanos de Juan Grande, población perteneciente al grupo Este; el cual no presenta dimorfismo sexual en ninguno de los caracteres estudiados aquí. Por el contrario en el grupo Norte son valores dimórficos los de HL, HW y W, siempre favorables a los machos.

En resumen se puede decir que los dos grupos extemos de poblaciones (Sur y Norte) son los únicos que presentan un claro dimorfismo sexual, siendo las hembras del Sur más largas y robustas que los machos; mientras que en el Norte éstos tienen la cabeza más grande y pesan más que las hembras.

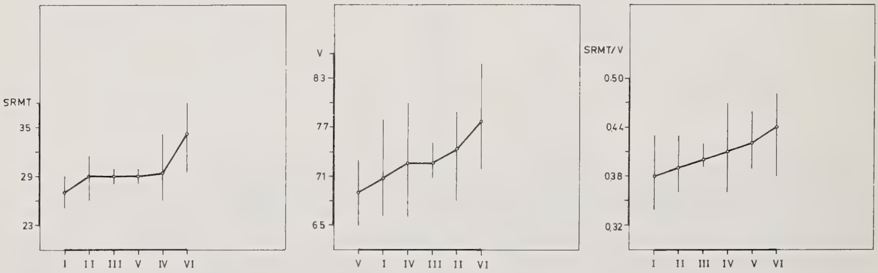


Fig. 5. — Variación de los valores de folidosis según cada uno de los 6 grupos de poblaciones considerados.

HW				DBL				W			
X	DT	CV	n	X	DT	CV	n	X	DT	CV	n
7.6 7.9	0.8 0.6	5.8—9.3 7.0—9.1	27 26	37.4 43.2	4.6 4.5	29.6—46.1 36.3—52.3	27 26	4.4 5.6	1.6 1.6	2.1—7.3 3.2—9.7	25 25
8.2 8.2	1.2 0.7	5.5—10 7.0—9.6	23 24	43.5 43.6	5.5 4.6	29.5—50.5 34.1—52.4	20 23	5.9 6.2	2.0 2.3	2.0—9.5 3.3—12	23 24
8.4 8.2	1.0 1.1	6.6—11.3 6.5—11	35 35	41.3 43.6	5.0 6.1	30.6—51.0 31.3—61.5	35 35	5.2 5.3	1.7 2.2	2.1— 8.5 2.0—10.1	33 34
9.6 8.6	1.5 1.1	6.8—13 6.6—12	23 25	43.8 42.5	6.8 5.5	30.6—55.0 32.4—56.0	23 25	8.3 6.3	3.4 2.7	2.0—13.5 3.0—12.0	18 21

Las diferencias entre los 4 grupos para el mismo sexo y para el total de los individuos sexados se han puesto de manifiesto mediante un análisis de varianza cuyos resultados se muestran en el cuadro 7. Los machos de los 4 grupos son muy diferentes entre sí para todas las medidas consideradas, mientras que las hembras de los mismos solo difieren en HL con valores superiores en el grupo Norte e inferiores en el grupo Sur. El conjunto de todos los individuos (incluyendo juveniles e indeterminados) presentan medidas significativamente diferentes para todos los caracteres entre todos los grupos.

La estructura poblacional conjunta de los 4 grupos principales en cuanto a sus distribuciones de frecuencia de SVL se han representado en la figura 6. Una prueba de Kolmogorov-Smirnoff realizada entre todos los pares de grupos de poblaciones indica que son significativamente diferentes las estructuras poblacionales del Sur y Centro por un lado y de Sur y Norte por el otro (cuadro 8).

Cuadro 6. — Prueba t para detectar dimorfismo sexual en los caracteres biométricos. En el grupo I son mayores las hembras; y en el grupo VI y en la población número 8 del grupo II son mayores los machos.

	I	II	IV	VI	II (n° 8)
SVL	$t = -4.22$ $p < 0.01$	n.s	n.s	n.s.	n.s
HL	n.s.	n.s.	n.s.	$t = 2.32$ $p < 0.01$	$t = 2.89$ $p < 0.01$
HW	n.s.	n.s.	n.s.	$T = 2.82$ $p < 0.01$	$t = 2.12$ $p < 0.05$
DBL	$t = 4.61$ $p < 0.01$	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
W	$t = 2.67$ $p < 0.01$	n.s.	n.s.	$t = 2.02$ $p < 0.05$	n.s.
	♀>♂	—	—	♂>♀	♂>♀

Por último, las variaciones de HL, HW, DBL y W frente a SVL en cada grupo, se han representado en la figura 7, observándose que las rectas de regresión presentan pendientes similares en todos los grupos para cada pareja de variables.

Cuadro 7. — Análisis de varianza para cada sexo entre los 4 grupos principales y entre el total de los animales, para los caracteres biométricos.

	♂♂	♀♀	TOTAL
SVL	F = 9.610 $p < 0.01$	n.s.	F = 5.996 $p < 0.01$
HL	F = 18.991 $p < 0.01$	F = 8.342 $p < 0.01$	F = 28. 893 $p < 0.01$
HW	F = 12.518 $p < 0.01$	n.s.	F = 16. 762 $p < 0.01$
DBL	F = 7.116 $p < 0.01$	n.s.	F = 4.883 $p < 0.01$
W	F = 12.094 $p < 0.01$	n.s.	F 10.159 $p < 0.01$

Cuadro 8. — Test de Kolmogorov-Smirnoff comparando las distribuciones de frecuencia de SVL de la figura 6 entre los 4 grupos principales de poblaciones.

	I	II	IV
I	—		
II	D = 0.248 $p < 0.05$	—	
IV	n.s.	n.s.	—
VI	D = 0.258 $p < 0.01$	n.s.	n.s.

Discusión

Chalcides sexlineatus se encuentra distribuido por toda la isla de Gran Canaria. Tomando como referencia las caracteristicas de colorido y diseño de los animales obtenemos 6 grupos de poblaciones que ocupan todos los ambientes ecológicos en la isla. Estas poblaciones se encuentran tambien perfectamente definidas por una variación clinal muy completa al menos en cuanto a los caracteres utilizados en éste estudio. Un análisis discriminante en base a éstos, realizado conjuntamente para los animales de todos los grupos, no muestra discrepancias significativas entre ellos, motivo por el cual en la figura 8 no se han dibujado las elipses de equiprobabilidad. Las variables más potentes en este análisis responsables del débil grado de separación de los grupos de poblaciones son el sexo, la longitud hocico-cloaca y el número de escamas alrededor del centro del cuerpo.

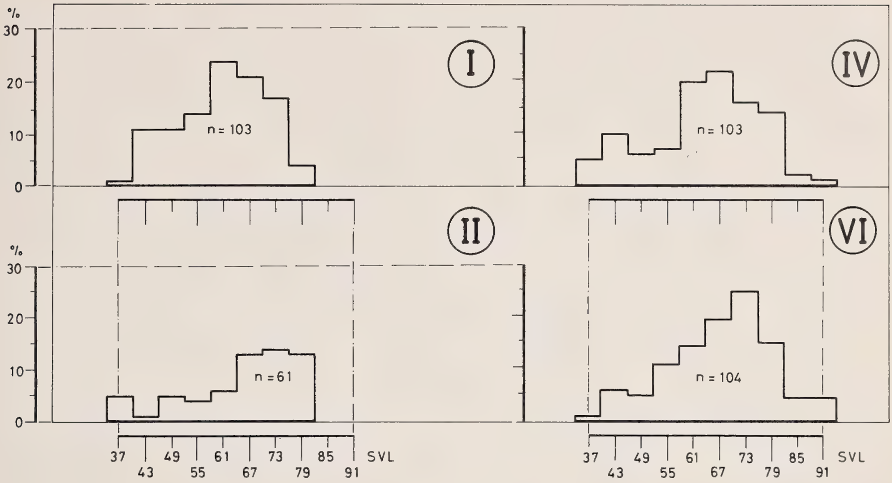


Fig. 6. — Distribución de frecuencias de los tamaños corporales de los eslizones analizados en cada uno de los 4 principales grupos de poblaciones estudiados.

El hábitat del grupo I está formado en su mayor parte por terrenos muy áridos correspondientes a la vegetación del tipo cardonal-tabaibal, sabinal (hoy prácticamente desaparecida) y en parte pinar de *Pinus canariensis.* El grupo II ocupa dos barrancos al W y al E de la isla y los terrenos que los conectan a través de la gran Caldera de Tejeda y las máximas altitudes de la isla. Botánicamente es similar al área ocupada por el grupo I. El grupo III se localiza en la región W-NW de Gran Canaria y es una zona que participa de las características tanto del sur como del norte de la isla. Desde un punto de vista botánico se encuentra muy degradada y antiguamente se caracterizaba parcialmente por la existencia del bosque de laurisilva. El grupo IV se localiza en general en toda la zona costera situada al E, con vegetación de tipo costero y ocasionalmente con enclaves más húmedos (población de Marzagan); siendo climáticamente muy árida. La población V de la Isleta, muy localizada hoy en día, la consideramos como una población aislada por condiciones insulares. Es notable que aún a pricipios de este siglo, el tómbolo arenoso que unía a la Isleta con Gran Canaria era invadido por el océano. Este tómbolo comenzó a formarse cuando las más recientes erupciones volcánicas de la zona E de la Isleta propiciaron la disminución de la profundidad existente entre ambas islas, con lo que el aporte de arena casi llegó a unirlas. Posteriormente el crecimiento urbanístico de la ciudad de Las Palmas de Gran Canaria terminó por afianzar el caracter insular de la Isleta. El grupo VI ocupa toda la zona norte de la isla caracterizada por una humedad diferencial mucho más grande que el resto de las áreas, con predominio del bosque de laurisilva (casi inexistente en la actualidad) y *Pinus canariensis* en algunas zonas de gran altitud.

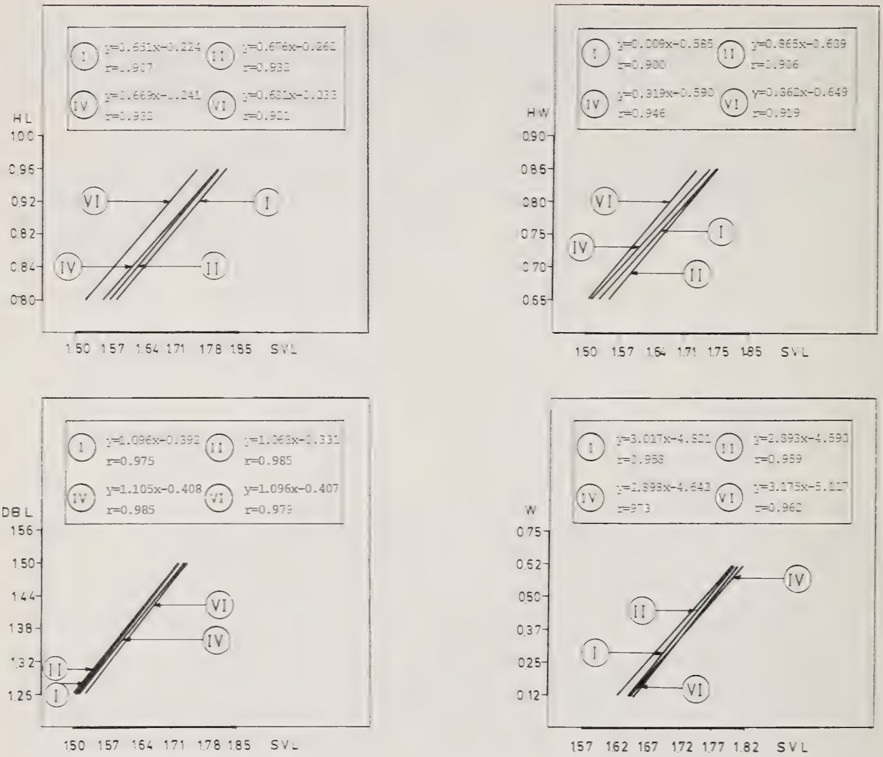


Fig. 7. — Regresiones de las diversas variables biométricas frente a la longitud hocico-cloaca para cada uno de los 4 grupos principales de poblaciones.

Las diferencias paulatinas entre grupos de poblaciones en cuanto a colorido y diseño, ponen de manifiesto que en un ambiente ecológico muy árido y accidentado como es el área ocupada por el grupo I (Sur), la adaptación al mismo de este escíncido produce individuos de colores claros y brillantes que resultan claramente ventajosos para la explotación de nichos ecológicos en los que los animales tienen largos periodos de actividad tanto diarios como estacionales, con casi total ausencia de invernada (excepto en algunas poblaciones de máxima altitud) y tasas de insolación muy elevadas. Los eslizones que viven en estos ambientes se desenvuelven en terrenos con muy escasa cobertura arbustiva y por supuesto herbácea y en los que una cola brillantemente coloreada debe resultar del máximo valor adaptativo quizás como defensa estratégica frente a predadores del tipo del cernícalo (*Falco tinnunculus*) ó el alcaudon (*Lanius excubitor*). Por el contrario, los animales que viven en el norte de la isla explotan un nicho ecológico muy diferente al anterior. Los ambientes son muchísimo más ricos en cobertura herbácea, arbustiva y arbórea tanto desde el punto de

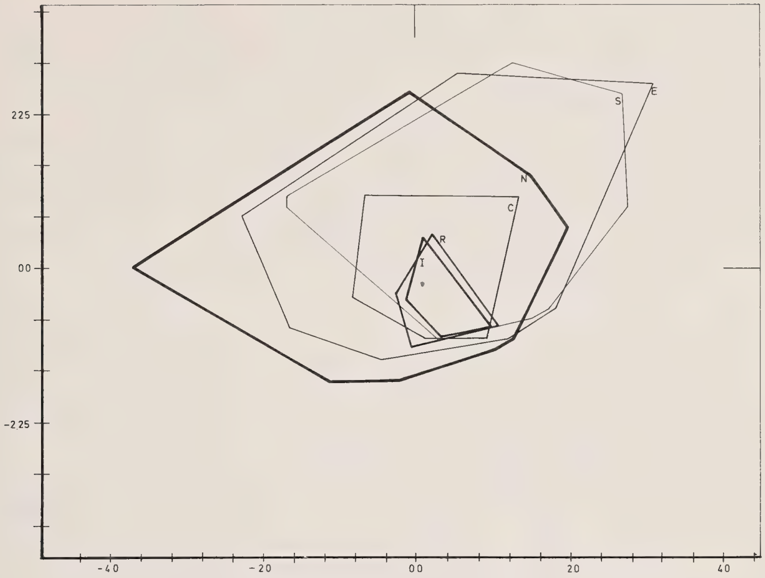


Fig. 8 — Resultados del análisis discriminante citado en el texto. E= Este, S= Sur, N= Norte, C= Centro, R= Noroeste, I= Isleta.

vista cualitativo como cuantitativo; los inviernos son significativamente más rigurosos y las tasas de insolación y de días hábiles para las fases de actividad son mucho menores que en el sur de la isla. Por consiguiente colores oscuros que favorezcan la captación de radiaciones solares con más eficacia, son claramente ventajosos desde un punto de vista adaptativo. Las colas brillantemente coloreadas del grupo Sur, aquí no son necesarias quizás porque la presión de predación es menor al hacerse los animales mucho más crípticos y desenvolverse en ambientes microclimáticos mucho más provistos de cobertura.

Entre estos dos grupos extremos de poblaciones, existen otras poblaciones de características intermedias. En general el diseño se va modificando pasando de la uniformidad manifiesta en las poblaciones del Sur y parte de las del Centro, al polimorfismo de las poblaciones del Este y sobre todo del Norte, donde es extraordinariamente acusada la variabilidad intra e interpoblacional.

La folidosis muestra también una notable evolución clinal desde el Sur hasta el Norte, aumentando los valores de las escamas alrededor del cuerpo y de las ventrales correlativamente con la colonización de nuevos ambientes más altos y más húmedos (ver apartado de Folidosis en los resultados). La correlación positiva entre el número de escamas ventrales y la altitud significa que el alto número de aquellas es caracteristico de mayor altitud, tanto si las poblaciones de origen provienen de un lugar húmedo (Norte) como de uno árido (Sur). El tamaño es, al parecer, independiente del número de escamas en éste contexto y parece que la existencia de acusado relieve implica una menor velocidad de colonización, con modificaciones que no sirven necesariamente para ambientes diferencialmente húmedos sino tan solo diferencialmente altos sobre el nivel del mar. Sin embargo, dentro de esta variación clinal, existe en la folidosis una discontinuidad muy significativa. Las poblaciones de Roque Nublo y de Cueva Grande que distan entre sí tan solo unos 5 kilómetros, presentan unos valores de folidosis muy diferentes (ver cuadro 2), por lo que presumimos que ambas provienen de distintos lugares (la del Roque Nublo del Sur y la de Cueva Grande del Norte). Precisamente esta última población es la que presenta los valores más altos y extremos para los dos caracteres de folidosis utilizados por nosotros de toda la isla de Gran Canaria.

Los análisis de biometría separan claramente a las poblaciones de animales de pequeño tamaño (Isleta y Sur) de los de mayor tamaño (Norte), aunque la variación conjunta de todos los pares de caracteres considerados es similar en todos los grupos, lo que unido a las coincidencias en biología de las poblaciones (alimentación, reproducción etc.), parece eliminar la posibilidad de que hayan existido colonizaciones de distintas especies en épocas remotas. En general los tamaños pequeños son propios de aridez y los grandes son caracteristicos de humedad y altitud. Algunas poblaciones del Norte incluyen animales realmente muy grandes y robustos para *Chalcides sexlineatus* (Longitud hocico-cloaca 96 mm y Peso de 18.2 gramos). El dimorfismo sexual proporciona un cuerpo más grande a las hembras en el Sur y una cabeza mayor a los machos del Norte. Esto podría indicar un claro favorecimiento de las adaptaciones tendentes a la reproducción en las poblaciones del grupo Sur y de estructuras más eficaces en situaciones competitivas por los recursos y por el territorio en las poblaciones del grupo Norte; puesto que este tipo de competitividad cuenta en el Sur con un importante factor cual es el color llamativo y brillante de la cola, hacia donde se dirigen prioritariamente las agresiones intraespecíficas.

Una interesante cuestión es la de qué población ó mejor, qué forma de *Chalcides sexlineatus* debe situarse en el extremo original de la clina. Pasteur (1981) en su estudio de los *Chalcides* del Viejo mundo, afirma que las especies más primitivas son aquellas que muestran mayores valores de la relación ”Escamas alrededor del cuerpo/Ventrales”. Segun este criterio al aplicarlo a la isla de Gran Canaria en el caso de *Chalcides sexlineatus*, las poblaciones del Norte serían las más antiguas. Por nuestra parte y a la espera de los resultados de un estudio que realizamos actualmente sobre la variabilidad genética de los escíncidos del archipiélago canario, creemos que las poblaciones más antiguas de Gran Canaria son las del grupo Sur, y nos basamos en las siguentes razones:

a) El área que ocupan las poblaciones de cola azul y/o verde se corresponde perfectamente con la llamada Paleocanaria, de edad geológica comprendida entre 10 y 16 millones de años.

b) El polimorfismo en folidosis, y diseño es muy grande en las poblaciones del grupo Norte, mientras que las del Sur son notablemente uniformes en estos caracteres. La mayor variabilidad fenotípica si es indicativa de la genética, expresaría las caracteristicas recientes de la población en cuestión; mientras que la uniformidad estaría en consonancia con un mejor encaje ecológico indicativo de una coevolución durante más tiempo entre ésta forma de la especie y el ecosistema en el que vive.

c) Las discontinuidades bruscas en los caracteres estudiados aquí aparecen justo donde contactan la paleocanaria y la neocanaria, aún cuando los ambientes ecológicos sean muy similares (caso de Maspalomas).

Segun lo anterior, el modelo gráfico de radiación adaptativa de *Chalcides sexlineatus* y las direcciones de colonización en Gran Canaria, han sido representadas en la figura 9. La dirección de la expansión ha sido a partir del Sur más rápida por el Este y llegando en su colonización hasta el Norte de la isla; más lentamente por el Oeste y llegando solo hasta el NW donde contacta con las poblaciones del Norte; y por el Centro hasta las máximas alturas de la vertiente sur, puesto que la vertiente norte fue colonizada en altitud por poblaciones procedentes del Norte. Concretamente las zonas de Maspalomas y Juan Grande (y en menor grado la población de Temisa, no incluida en este estudio) y la del Risco, son las únicas por las que se puede seguir el gradualismo del cambio sin que falte ningún elemento intermedio.

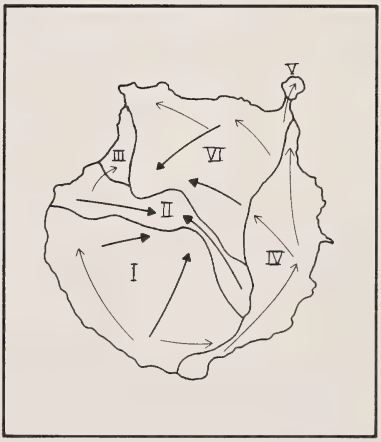


Fig. 9. — Direcciones de la radiación adaptativa de *Chalcides sexlineatus* en Gran Canaria. Las líneas gruesas implican colonización con gradiente altitudinal, las lineas finas señalan las direcciones de colonización que discurren por terrenos llanos o moderadamente elevados sobre el nivel del mar.

Curiosamente las otras dos especies del género *Chalcides* presentes en Canarias no presentan variación clinal. *Chalcides polylepis occidentalis* vive exclusivamente en Fuerteventura, pues no ha sido hallada por nosotros en ninguna otra isla o islote, y no existe gran variabilidad entre las poblaciones más extremas. *Chalcides viridanus* vive en Tenerife, Gomera (subespecie *caeruleopunctatus*, Salvador 1975) y Hierro (su ausencia de la Palma puede explicarse por la situación geográfica de ésta isla fuera de los flujos principales de las corrientes marinas que inciden sobre Canarias y por la relativa juventud geológica de la misma). En la isla de Tenerife, pese a existir una diversificación en ecosistemas bastante notable, la especie no muestra una variación clinal evidente, pero sin embargo existe un detalle que nos parece de gran importancia y es que los jóvenes tienen la cola de color verde cuando nacen, color que pierden posteriormente en tan solo unos meses. Probablemente *Chalcides viridanus* llegó a Tenerife procedente de poblaciones del Sur o Centro (concretamente la de la Aldea) de Gran Canaria, modificando notablemente su diseño y colorido pero no así su folidosis en al menos estos dos caracteres utilizados en el presente estudio. Los escíncidos de la Gomera y del Hierro pudieron llegar desde Tenerife en edades geológicas más recientes, ó bien incluso de Gran Canaria.

En definitiva podría establecerse que en el caso de los *Chalcides* de Canarias, los primeros estadíos de su evolución en un medio insular recientemente colonizado cursan a través de una adaptación a todos los ambientes ecológicos disponibles que en un principio no lleva consigo necesariamente una gran diversificación morfológica. En un segundo estadío, el progresivo encaje de la especie en el medio ocasiona la clásica selección de las caracteristicas favorables que se expresan aleatoriamente, produciendo al final una variación clinal que se mantiene como tal si las condiciones ecológicas son diferencialmente estables a lo largo del tiempo; aunque probablemente si la eficacia de alguna población es comparativamente superior a la del resto, aquella puede ir absorbiendo paulatinamente la variabilidad de las otras poblaciones imponiendo al final su fenotipo. La creación de nuevos ambientes a colonizar, por la acción de la actividad volcánica junto con la desaparición de poblaciones que ésta lleva consigo, impone presiones selectivas que propician la expresión fenotípica de nuevos caracteres y por consiguiente aumenta la variabilidad morfológica intraespecífica.

Taxonómicamente, teniendo en cuenta todo lo anterior parece aconsejable establecer dos diferentes subespecies para *Chalcides sexlineatus.* Por un lado *Chalcides sexlineatus sexlineatus* que se distribuye por el sur de la isla de Gran Canaria y concretamente en las poblaciones números 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 7 (ver figura 3), aún manteniendo como terra typica la Caldera de Tirajana sensu Boettger & Müller (1914), donde sin embargo se encuentran animales con características intermedias (Steindachner 1891 b; presente estudio) que parcialmente se corresponderían con la variedad *simonyi* de éste autor. Por otro lado *Chalcides sexlineatus bistriatus* en el norte de la isla y concretamente las poblaciones 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33 y 34 (ver figura 3). Ambas subspecies deben ser atribuidas a Steindachner (1891 a), y sus características son las correspondientes a las descritas en el presente trabajo para los grupos de poblaciones I (Sur) y VI (Norte) respectivamente.

Agradecimientos. Los animales utilizados en este estudio han sido capturados gracias a un permiso de caza con fines científicos facilitado por la Subdirección General de Recursos Naturales Renovables del Instituto para la Conservación de la Naturaleza (ICONA, Madrid). Deseamos agradecer a J.M. Limiñana y a L. Mazorra del Departamento de Bioestadística del Colegio Universitario de Las Palmas su ayuda en el tratamiento estadístico de los datos; y a J.A. Mateo y W. Bischoff de la Estación Biológica de Doñana (Sevilla) y del Museo Alexander Koenig de Bonn respectivamente la discusión de algunos aspectos del trabajo. Nuestro agradecimiento también a la ayuda logística prestada por el Jardín Botánico ”Viera y Clavijo” de Gran Canaria. Este artículo se incluye dentro del Proyecto de Investigación n ° 47/3. 9. 84 del Gobierno Autónoma de Canarias y del Proyecto del Consejo Superior de Investigaciones Científicas ”Evolución en condiciones de insularidad”.

Zusammenfassung

Chalcides sexlineatus ist ein endemischer Skink von Gran Canaria (Kanarische Inseln). An 383 Individuen aus 34 Populationen aus allen auf der Insel besiedelten Habitaten wurden Färbung, Zeichnung, Beschuppungsmerkmale sowie Körperabmessungen untersucht. Zwischen 6 Populationsgruppen ist eine klinale Variation ausgebildet, die im Zusammenhang mit geologischen und klimatischen Gegebenheiten ihrer jeweiligen Lebensräume steht. Skinke geologisch alter und trockener Habitate sind hell und leuchtend gefärbt und haben relativ niedrige Schuppenzahlen. Skinke in den geologisch jüngeren feuchten Habitaten sind größer als die vorgenannten, von dunkler Färbung und haben höhere Schuppenzahlen. Ihre Größe variiert innerhalb und zwischen Populationen erheblich.

Alle bei den verschiedenen Populationen untersuchten Merkmale werden als stammesgeschichtliche Anpassungen angesehen. *Chalcides sexlineatus sexlineatus* aus dem Süden von Gran Canaria ist als phylogenetisch ursprünglichste Form aufzufassen, *Chalcides sexlineatus bistriatus* aus dem Norden der Insel als die jüngste.

Wir gehen davon aus, daß der Vulkanismus auf der Insel, der einzelne Populationen völlig auslöschte, andererseits aber auch neue Lebensräume schuf, die von Populationen mit entsprechenden stammesgeschichtlichen Anpassungen besiedelt werden konnten. Populationen mit großer morphologischer Variabilität waren insofern für derartige ökologische Veränderunge prä-adaptiert.

Summary

Chalcides sexlineatus is an endemic scincid lizard of Gran Canaria Island (Canary Islands). Colour, colouration pattern, pholidosis, and biometry were studied in 383 skinks from 34 populations, representing all habitats of the island. A clinal variation correlated with geological and climatic features of the different ecosystems is found among six different groups of populations. Skinks from geologically old, dry habitats have low scale counts and a light and bright colouration. Skinks from wet habitats of relatively young geological origin are bigger than the former ones, dark in colour and have higher scale counts. In size they show high intra- and interpopulation variability.

It is argued that the characters analysed in all populations on the island have an adaptive value. The results indicate that the phylogenetically primitive form is *Chalcides sexlineatus sexlineatus* from the south of the island. Different populations subsequently colonized new ecosystems, *Chalcides sexlineatus bistriatus* in the north of the island being the most recent form.

We conclude that volcanic activity eliminated populations but also created new ecosystems which could be colonized by populations exhibiting adaptive characteristics. Thus populations with a high morphological variability were pre-adapted to these ecological changes.

Bibliografía

Abdel-Monem, A., N.D. Watkins & P.W. Gast (1971): Potassium-Argon ages, volcanic stratigraphy and geomagnetic polarity history of the Canary Islands: Lanzarote, Fuerteventura, Gran Canaria and La Gomera. — Am. J. Sci. 271: 490—521.

Bertin, L. (1945): La faune herpétologique de Iles Atlantiques dans ses rapports avec la paléogéographie de ces archipels. — C.R. somm. Seanc. Soc. Biogéogr. 20 (167/168) 1943: 1—3.

— (1946): Le peuplement des Iles Atlantides en vertèbres hétérothermes. pp. 87—107 in: Contribution a l'étude du peuplement des Iles Atlantides. — Soc. de Biogéographie, Mem. 8.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 14: 67—78.

Boulenger, E.G. (1920): On some lizards of the genus *Chalcides.* — Proc. Zool. Soc. Lond. 1920 (1): 77—83.

Dixon, W.J. & M.B. Brown (1979): Biomedical Computer Programs BMDP. P-Series. — Univ. of Calif. Press, Berkeley, 880 pp.

Gravenhorst, J.L.C. (1851): Über die im Zoologischen Museum der Universität Breslau befindlichen Wirtelschleichen (Pseudosaura), Krüppelfüssler (Brachypoda) und einige andere denselben verwandte Reptilien aus den Zünften der Schleichen und Dickzüngler. — Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol. 23 (1): 291—394.

Joger, U. & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34 (4): 459—468.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — pp. 433—456 in Kunkel, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. — Monog. Biol. 30. W. Junk Pub. The Hague.

López-Jurado, L.F., M. Ruiz & L. Dos Santos (1980): Sobre la reproducción del eslizón canario (*Chalcides viridanus*) en la isla de Gran Canaria. — Doñana Acta Vert. 6 (2) 1979: 225—227.

Mertens, R. (1921): Zur Kenntnis der geographischen Formen von *Chalcides ocellatus* Forskal (Rep. Lac.). — Senckenbergiana 3 (3/4): 116—120.

— (1928): Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzipes, dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. — Senckenbergiana 10 (3/4): 81—91.

Nie, N.H., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinbrenner & B.H. Bent (1979): Statistical Package for the Social Sciences. SPSS. — 2nd ed. McGraw Hill, London, 675 pp.

Pasteur, G. (1981): A survey of the species groups of the Old World scincid genus *Chalcides.* — J. Herp. 15 (1): 1—16.

Rogner, M. (1982): Durch Nachzucht erhalten: Der Gestreifte Kanarenskink. — Aquar. Mag. 16 (5): 284—285.

— (1983): Zur Biologie, Pflege und Zucht einiger Walzenskink-Arten (*Chalcides*). — Aquarium 174: 657—662.

Salvador, A. (1974): Guía de los anfibios y reptiles españoles. — ICONA ed. Madrid: 282 pp.

— (1975): Los eslizones de la isla de la Gomera. — Bol. Est. Cent. Ecol. 4 (8): 83—85.

Steindachner, F. (1891 a): Über einige neue und seltene Reptilien und Amphibien. — Anz. Akad. Wiss. Wien 28 (14): 141—144.

— (1891 b): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der Canarischen Inseln. — Ann. Natur. Mus. Wien 6 (3): 287—306.

L.F. López-Jurado, Departamento de Biología, Colegio Universitario de Las Palmas, 35016 Las Palmas de Gran Canaria, Islas Canarias, España. — M. Báez, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 337—354	Bonn, Oktober 1985

Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria)

von

Wolfgang Böhme, Rainer Hutterer & Werner Bings

Vorbemerkung

In der Herpetologie richtet sich das Hauptinteresse bioakustischer Forschung auf die Froschlurche, die dafür sicher auch die lohnendsten Studienobjekte sind. Weniger Aufmerksamkeit erfuhr bisher die Stimmfähigkeit und das Lautgebungsverhalten der Reptilien, obwohl eine Reihe von Vertretern dieser paraphyletischen Tierklasse ein beachtliches Stimmrepertoire besitzen. Neben Schildkröten und Krokodilen spielen hier die Echsen (Sauria) als Basisgruppe der Squamaten eine wichtige Rolle, vor allem in Gestalt der beiden obligat stimmfähigen Familien Gekkonidae und Pygopodidae. Zwar sind unter 667(+) Geckoarten (fide Dowling & Duellman 1978) nur 39(+) als stimmfähig in der einschlägigen Literatur genannt (vgl. Tab. 1), doch dürfte die Mehrheit der über 600 ungenannt bleibenden Arten ebenfalls stimmbegabt sein. Verschwindend gering ist dagegen die Zahl der Arten, die nach Werner (1969) erwiesenermaßen stumm sind. Er unterscheidet hier zwischen primär (z. B. *Diplodactylus vittatus* und *Lucasium damaeum*) und sekundär stummen Arten (*Phelsuma* spp., *Gonatodes* spp.), worauf wir in der Diskussion zurückkommen werden. Eine Übersicht der bisher als stimmfähig erkannten Echsenarten gibt Tabelle 1.

Zur Stimmfähigkeit der Kanareneidechsen: bisherige Angaben

Nachdem bereits Dugès (1829) die Stimme von *Psammodromus hispanicus* kannte, erwähnte Lehrs (1909) als erster Autor die „deutlich quiekende Stimmäußerung erregter" Kanareneidechsen (*Gallotia galloti*). Fejérváry (1914) vergleicht die Stimme von *G. stehlini* mit „einem langgezogenen, ziemlich tiefen Grunzen. ., das aber einige Affinität mit der krächzenden Stimme mancher Vögel hat." Die Stimme von *G. galloti* ist nach ihm „ziemlich stark, so daß sie noch in ziemlicher Entfernung (Nebenzimmer) wahrgenommen werden kann; sie besitzt einen höheren und feineren Ton als jene der *L. simonyi* Steind. und kann auch viel öfter gehört werden. Die Stimme der *L. galloti* ähnelt einem weiten Krächzen von Krähen oder einem von der Gasse ins Zimmer tönenden Kinderweinen und könnte vielleicht noch treffender mit dem Weinen eines Neugeborenen verglichen werden..." Über *G. atlantica* schreibt er: „Eine Stimme konnte ich... bis jetzt nicht beobachten, höchstens sei soviel erwähnt, daß, wenn man die Tiere in der Händ hält und reizt, ein sehr leiser, etwa einem leisen Pfiff ähnelnder Ton vernehmbar ist." Cyrén (1936) erwähnt, daß *Gallotia galloti* und *G. stehlini* nicht nur beim Fangen, sondern auch danach in den Leinensäckchen bis in die Nacht schreien oder piepsen. Mertens (1946) schildert die Stimme von *G. galloti* als sehr lautes Piepsen, etwa wenn sich zwei Männchen begegnen, oder ein Tier in ein besetztes Schlupfloch eindringen will. Selbst kleinste Jungtiere sind schon zu dieser Lautäußerung befähigt, wie er sich beim Fang auf Teneriffa überzeugte. Tofohr (in Klingelhöffer 1957) nennt die Stimme von *G. galloti* ein „mäuseartiges Piepsen". Bischoff (1974) bemerkte bei der Zucht von *G. stehlini*: „Schon gleich nach dem Schlüpfen gaben die Kleinen bei Behelligung deutlich vernehmbar piepsende Laute von sich." Vogel (1976) ergänzt die genannten Beobachtungen mit eigenen an *G. galloti.* Danach wird die Stimme offensiv und defensiv als Signal bei intraspezifischen Begegnungen eingesetzt. Dieser Autor beobachtete auch interspezifischen Gebrauch der Stimme, z. B. beim Verfolgen anderer Echsenarten im Terrarium. Molina Borja (1981) bezweifelt die Angaben von Bischoff (1974) und Vogel (1976); nach seinen Beobachtungen werden die Laute „en toda probabilidad" nur von verfolgten, also defensiv gestimmten Tieren abgegeben. Ihre Funktion sei in der Beschwichtigung von Agressoren zu sehen.

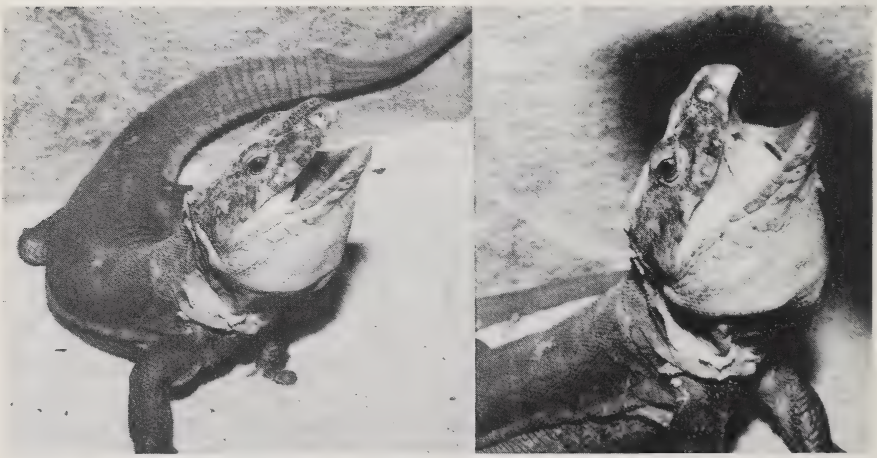


Abb. 1: Drohendes Männchen von *Gallotia stehlini* während zweier Vokalisationsphasen. Ein hierzu gehörendes Sonagramm zeigt Abb. 7a. Terrarienaufnahmen.

Tabelle 1: Übersicht stimmfähiger Echsenarten. Aufgelistet sind Arten, über deren Stimmfähigkeit in einschlägigen Arbeiten berichtet wird; sie reklamiert, besonders bei den Geckos, keine Vollständigkeit. Neben der Quelle findet sich gegebenenfalls ein Kurzkommentar, der nähere Erläuterungen über die Art der bioakustischen Information bringt, z. B. Transkriptionen oder Sonagramme. Fehlen eines Kommentars bedeutet, daß im wesentlichen nur das Vorhandensein einer Stimme angegeben ist. Mit einem Asterisk (*) versehene Gattungs- und Artnamen wurden von uns aktualisiert und werden in der zitierten Quelle in einer älteren, früher gängigen Form benutzt.

GEKKONIDAE	
Eublepharinae	
Coleonyx spp.	Mertens 1946
Eublepharis spp.	Werner (Y.L.) 1969
Hemitheconyx spp.	Werner (Y.L.) 1969
Hemitheconyx taylori	Taylor in Loveridge 1947
Diplodactylinae	
Nephrurus asper	Mertens 1946: „hustenartiges Bellen”
Oedura robusta	Mertens 1946: „Tüt-tüt-tüt”
Gekkoninae	
Alsophylax pipiens	Ščerbak 1981a: „schleppendes, metallisches Pfeifen”
*Alsophylax laevis**	Seufer 1979
Cnemaspis africanus	Mertens 1946
	Loveridge 1947: „sqeaks when captured”
Cyrtopodion caspius*	Ščerbak 1981b: „metallisches Pfeifen”
Cyrtopodion kotschyi*	Bedriaga 1882: scharfes „Tschiepen”
	Werner (Y.L.) 1966: 20—30mal wiederholtes, scharfes „Tik” oder „Tschik”
	Kral 1966: „pfeifende Laute”
	Frankenberg 1978: Duett zwischen Männchen und Weibchen aus Klick-Lauten; Sonagramme
Cyrtopodion russowii*	Ščerbak 1981c: „schnell aufeinanderfolgendes 'pik . . . pik . . . pik' ”
Cyrtopodion scaber*	Frankenberg 1975: mit Oszillo- und Sonagrammen
Cosymbotus platyurus	Mertens 1946
Gekko gecko	Mertens 1946, Paulsen 1967
Gekko smithii	Mertens 1946
Hemidactylus frenatus	Marcellini 1974
Hemidactylus mabouia	Loveridge 1947: „tchk, tchk” kurz vor der Paarung
Hemidactylus turcicus	Werner (Y.L.) 1969
	Frankenberg 1975: mit Oszillo- und Sonagrammen
Homopholis wahlbergi	Loveridge 1947: „feeble, but prolonged squealing sound when captured”
Lepidodactylus lugubris	Schaunberg 1968
Lygodactylus grotei	Loveridge 1947: „occasionally squeaks when captured”
Pachydactylus bibroni turneri	Loveridge 1947: „shrill, whistling squeak”
Pachydactylus boulengeri	Mertens 1946
Pachydactylus maculatus	Loveridge 1947: „often squeaks”
Phelsuma madagascariensis	Mertens 1946
Phyllodactylus europaeus	Mourgue 1913: fledermausähnlich
	Klingelhöffer 1957: phonetische Transkription („tsi, tsi, tsi”)
Ptenopus carpi	Haacke 1969
Ptenopus garrulus	Falk 1921, Fitzsimons 1935, Mertens 1946
	Haacke 1969: Sonagramme
Ptenopus kochi	Haacke 1969: Sonagramme
Ptyodactylus guttatus	Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme

Tabelle 1 (Fortsetzung 1)

Ptyodactylus hasselquisti	Mertens 1946 Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme Werner (Y.L.) et. al. 1978: Angaben zum Repertoire
Ptyodactylus puiseuxi	Frankenberg 1974, 1975: Oszillo- und Sonagramme
Tarentola annularis	Loveridge 1947: Transkriptionsversuch („kek, kek"), Angaben zum Repertoire Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola delalandii	Loveridge 1947: „squeaks loudly when provoked" Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola boettgeri hierrensis	Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola gigas	Schleich 1984: „kräftig 'gackernde' Stimme"
Tarentola gomerensis	Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
Tarentola mauritanica	Gruber 1971: Angaben über Repertoire und Variabilität Nettmann & Rykena (dieses Heft): Sonagramme
PYGOPODIDAE	
Delma „fraseri"	Sonneman 1974
Delma tincta	Weber & Werner 1977: Sonagramme
Lialis burtonis	Cogger 1967 Weber & Werner 1977: Sonagramme
Lialis jicari	Hediger 1934
AGAMIDAE	
*Brachysaura minor**	Cockburn 1882
UROMASTYCIDAE*	
Uromastyx aegyptius	Mertens 1946: „gutturales Gackern"
CHAMAELEONIDAE	
Chamaeleo goetzei	Loveridge 1933: pfeifende Laute
IGUANIDAE	
Anolis biporcatus	Myers 1971
Anolis chlorocyanus	Mertens 1946, Myers 1971
Anolis chocorum	Myers 1971
Anolis coelestinus	Mertens 1946
Anolis cybotes	Mertens 1946, Milton & Jenssen 1979
Anolis garmani	Milton & Jenssen 1979
Anolis grahami	Underwood & Williams 1959, Myers 1971; Milton & Jenssen 1979: Oszillo- und Sonagramme
Anolis hendersoni	Milton & Jenssen 1979
Anolis isolepis	Ruibal 1964
Anolis lucius	Ruibal 1964
Anolis occultus	Williams et al. 1965, Webster 1969
Anolis opalinus	Underwood & Williams 1959, Myers 1971, Milton & Jenssen 1979
Anolis ricordii	Mertens 1946
Anolis roquet	Myers 1971
Anolis valenciennei	Milton & Jenssen 1979
Anolis vermiculatus	Ruibal 1964
Anolis vociferans	Walters 1953, Myers 1971
Callisaurus ventralis myurus	Mertens 1946
Crotaphytus collaris bicinctores	Smith 1974
Gambelia w. wislizenii	Wever & al. 1966
SCINCIDAE	
*Mabuya affinis**	Barbour & Loveridge 1930: quakende Töne Mertens 1946: bezweifelt Stimmfähigkeit
CORDYLIDAE	
Cordylus c. niger	Himstedt 1969

Tabelle 1 (Fortsetzung 2)

TEIIDAE	
Ameica chrysolaema	Mertens 1946
Cnemidophorus gularis	Bowker 1980: Mit Sonagramm
Crocodilurus lacertinus	Mertens 1946
LACERTIDAE	
Gallotia atlantica*	Fejérváry 1914: sehr leiser, pfiffähnlicher Ton
Gallotia galloti*	Lehrs 1909: „deutlich quiekende Stimmäußerung" Fejérváry 1914: metaphorische Vergleiche (s. Text) Cyrén 1936: „schreien . . . oder piepsen . . ., sogar bei Nacht" Mertens 1946: „Piepsen und Quietschen", Situationsangabe Vogel 1976: Situationsangaben Molina Borja 1981: „Chillido o quejido", Situationsangaben
Gallotia stehlini*	Fejérváry 1914: „langgezogenes, ziemlich tiefes Grunzen" Bischoff 1974: Piepsen frischgeschlüpfter Jungtiere
Ichnotropis squamulosa	Mertens 1946
Lacerta agilis	Zang 1903 (seitdem im Schrifttum nicht wieder gemeldet!)
Lacerta vivipara	Mertens 1946, Falck 1953, Simms 1970 Dely & Böhme 1984: bezweifeln Stimmfähigkeit
Podarcis sicula* coerulea*	Eimer 1874 Mertens 1946, Vogel 1976 bezweifeln die Angabe
Podarcis taurica*	Himstedt 1969
Psammodromus algirus	Mertens 1946, Böhme 1981: mit Sonagramm
Psammodromus blanci	Mertens 1946
Psammodromus hispanicus	Dugès 1829, Mertens 1946
ANGUIDAE	
Gerrhonotus caeruleus	Mertens 1946
Gerrhonotus sp.	Wylie 1949
Ophisaurus apodus**	Simons 1877 Mertens 1946: „Brummen" Kattinger 1972 Obst 1981: bezweifelt Stimmfähigkeit

Material und Methode

Tonaufnahmen wurden von 1977 bis 1981 mit folgenden Arten und Unterarten durchgeführt: *Psammodromus algirus*, *P. hispanicus*, *Gallotia atlantica*, *G. g. galloti*, *G. g. eisentrauti*, *G. g.* ssp. (Anaga), *G. g. gomerae*, *G. g. palmae*, *G. g. caesaris* und *G. stehlini*. Die Tiere waren überwiegend Wildfänge, zum Teil eingewöhnte Gefangenschaftstiere. Für die meisten Tonaufnahmen wurden die Eidechsen in die Hand genommen oder in ihrem Terrarium gestört, worauf sie häufig mit Drohen und Lautäußerungen reagierten. Einige Aufnahmen in Terrarien und einer Freianlage gelangen bei natürlichen intraspezifischen Interaktionen. Als Aufnahmegerät diente ein Uher Report 4200 mit Mikrophon Sennheiser MD 441. Spektrographische Analysen wurden mit einem Kay Analyzer durchgeführt. Insgesamt wurden 130 Laute von 20 Eidechsen sonagraphiert. Verhaltensbeobachtungen wurden in Terrarien und in einer großen Freianlage (verglaster Wintergarten) durchgeführt. Einige Gelegenheitsbeobachtungen konnten auch auf den Kanarischen Inseln gemacht werden.

Ergebnisse

Beobachtungen zum Verhalten

Fast alle von uns getesteten *Gallotia* und *Psammodromus* ließen sich durch einfache Reizung (In die Hand nehmen; Bewegung einer Hand vor dem Kopf der Eidechse) zu Lautäußerungen bewegen, die von vogelähnlichen Pieptönen bis zu heiserem Gebrüll reichten. Besonders adulte Exemplare von *Gallotia stehlini* (Abb. 1) äußerten in diesen Situationen furchterregende Laute (Abb. 6, 7). Dabei wird das Maul für hohe Töne wenig, für tiefes Grollen weit geöffnet.

Im Wintergarten und in großen Terrarien sind die Kanareneidechsen territorial. Tiere, die ein fremdes Territorium durchqueren, werden verfolgt. Bei einer solchen Gelegenheit beobachteten wir, daß der Verfolger anhaltende Schreie äußerte, wie sie z. B. in Abb. 4f für *Gallotia galloti* wiedergegeben sind.

In einem größeren Terrarium hatten wir verschieden große Schlupfwinkel für unterschiedlich große Exemplare von *G. galloti* eingebaut. Patroullierte das große dominante Männchen an den Schlupfwinkeln der kleineren inferioren Tiere vorbei oder versuchte gar, einzudringen, so vokalisierten die unterlegenen Tiere laut und erregt, worauf das dominante Tier abdrehte. Die inferioren Eidechsen hatten also ihre Schlupfwinkel erfolgreich durch die Stimme verteidigt.

Erstaunlich ist, daß die Stimme der Kanareneidechsen im Freiland tagsüber kaum gehört wird; selbst gute Kenner der Gattung haben ihre Stimme noch nie gehört. Dies mag daran liegen, daß die Tiere vorwiegend in der Dunkelheit vokalisieren, worauf die folgende Freilandbeobachtung hinweist. Im Mai und Juni 1981 sammelte einer von uns (R. H.) Kleinsäuger auf den Kanarischen Inseln, wobei nächtliches Fallenstellen und Kampieren unter freiem Himmel notwendig waren. Beim Kampieren am Rande einer Banenplantage bei Charco Verde und im Barranco del Agua, beides auf La Palma, hörte er zahlreiche Schreie von *Gallotia galloti palmae* von Beginn der Dämmerung bis etwa Mitternacht. Die hohe Lautaktivität fiel zeitlich mit dem Aufsuchen von Verstecken zusammen, was durch Rascheln und Schleifbewegungen der Eidechsen hörbar war. An beiden Orten war die Individuendichte sehr hoch.

Unter den Temperatur- und Substratbedingungen des Wintergartens (in Bonn) wurde nach dem Abschalten der Wärmestrahler keine wesentliche Aktivität mehr bemerkt, auch keine akustische.

Aufbau der Laute

Die Laute von *Psammodromus* und *Gallotia* weisen keine grundsätzlichen Verschiedenheiten auf und können deshalb zusammen erörtert werden. Das Lautrepertoire der untersuchten Arten läßt sich auf wenige Grundbausteine zurückführen, die in vielfältiger Weise miteinander kombiniert werden können.

Klicks können einzeln oder in Gruppen (vgl. Abb. 4a) auftreten, in langer Reihe hintereinander ergeben sie knarrende Laute (Abb. 6a). Leise Klicks treten auch als Nebenerscheinung beim Öffnen und Schließen des Maules auf.

Geräuschhaftes Fauchen (Abb. 6b) tritt in reiner Form eher selten, oft aber als Bestandteil von Mischlauten auf.

Tonale Laute treten in verschiedenen Varianten auf. Neben kurzen, reinen Pieptönen (Abb. 3) gibt es langgezogenen Frequenzbänder ohne und mit Obertönen (Abb. 4). Diese können stark moduliert sein (Abb. 5).

Aus diesen Grundbausteinen lassen sich verschiedene Mischlaute zusammenstellen. Eine einfache Gesetzmäßigkeit ist dabei nicht festzustellen. Generell scheint es so zu sein, daß die Tonhöhe und die Lautdauer bzw. die Dauer einer Sequenz mit dem Grad der Erregung gekoppelt ist. Außerdem ist die Körpergröße zu berücksichtigen; in der Regel rufen kleine Eidechsen höher und große tiefer. Die Körpertemperatur, eine weitere Variable, wurde bei unseren Aufnahmen nicht registriert.

Zwischen den untersuchten Arten lassen sich gewisse Unterschiede feststellen, die im folgenden erläutert werden.

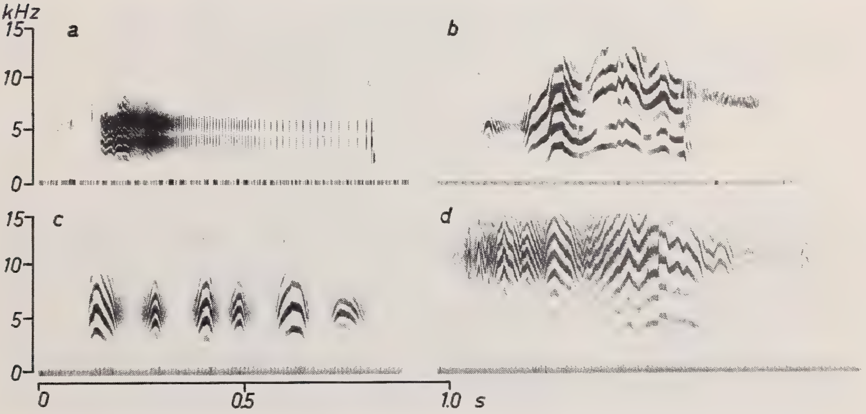


Abb. 2: Lautäußerungen von *Psammodromus algirus* (a, b) und *Psammodromus hispanicus* (c, d) im Sonagramm. a = geräuschhafter Knarrlaut; b—d = tonhafte Schreie.

Psammodromus algirus (Abb. 2a, b)

Die Quieklaute sind recht stereotyp, sie bestehen aus bis zu 7 stark modulierten Frequenzbändern. Am Anfang und am Ende der Laute können geräuschhafte Teile angefügt sein. Zuweilen enden sie auch mit einem kurzen Klick (Abb. 2a), der bisher nur bei *algirus*, nicht bei *hispanicus*, gefunden wurde. Die analysierten Laute liegen im Frequenzbereich von 2—16 kHz, ihre Dauer beträgt 220—750 ms.

Psammodromus hispanicus (Abb. 2c, d)

Die Laute sind denen der vorigen Art sehr ähnlich, die Zahl der Obertöne ist mit bis zu 10 etwas höher. Frequenzbereich: 1.5—16 kHz, Dauer: 700—900 ms.

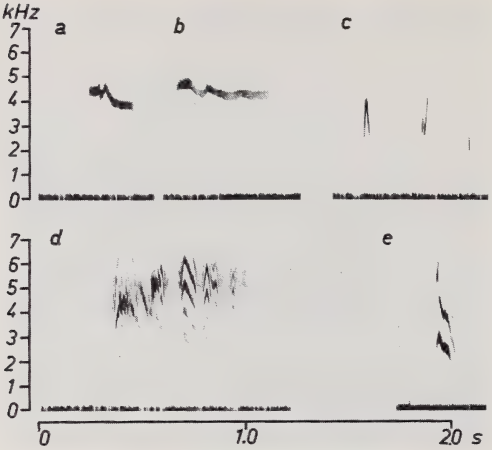


Abb. 3: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia atlantica* von Fuerteventura (a, b, c, d) und Lanzarote (e).

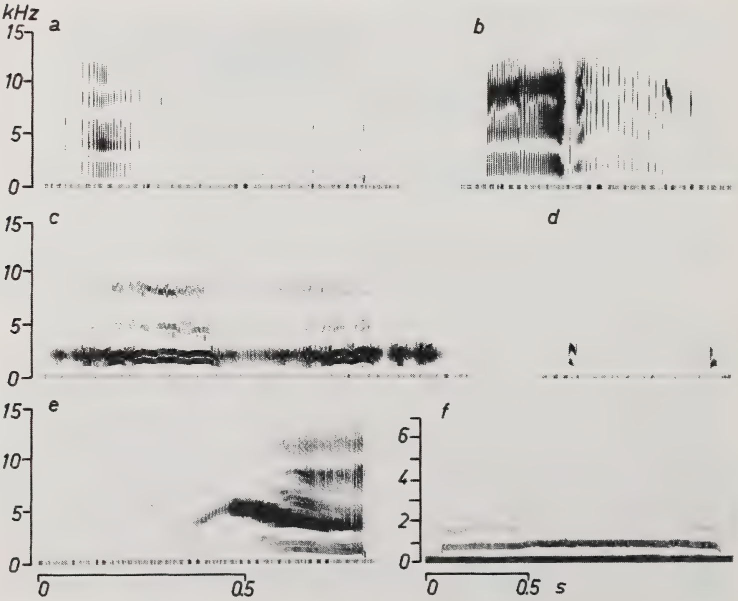


Abb. 4: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia galloti caesaris* (a, b, c, d), *G. galloti* subsp. (Anagafelsen) (e) und *G. galloti galloti* (f).

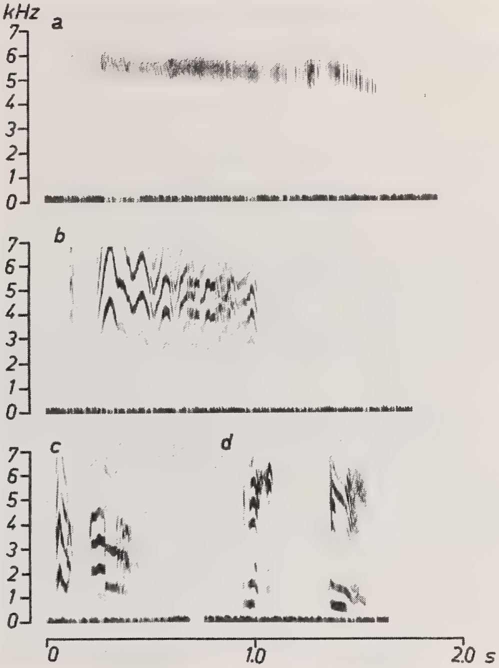


Abb. 5: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia galloti gomerae* (a, b, c) und *G. galloti palmae* (d).

Gallotia atlantica (Abb. 3)

Diese Eidechse ist so wenig stimmfreudig, daß wir sie anfangs für stumm hielten (vgl. Fejérváry 1914). Im Laufe der Zeit gelangen uns aber einige Aufnahmen, und auch bei Terrarientieren wurden einmal spontan geäußerte Pieplaute gehört. Zwischen den Lauten der Echsen von Lanzarote und Fuerteventura konnten bisher keine Unterschiede festgestellt werden. Die meisten der registrierten Laute sind kurze, tonale Pfeif- oder Pieplaute, die selten Obertöne aufweisen (Abb. 3d), wie es bei *G. galloti* die Regel ist. Der Frequenzbereich beträgt 1—7 kHz, die Lautdauer 100—800 ms.

Gallotia galloti ssp. (Abb. 4—5)

Nach unseren Beobachtungen die stimmfreudigste Art der Gattung. Zwischen den untersuchten Inselformen (Tenerife, Anaga-Felsen, Palma, Gomera, Hierro) bestehen keine grundlegenden Unterschiede in der Struktur der Laute. Typisch sind tonhafte Schreie mit zahlreichen Obertönen. Im intraspezifischen Kontakt (Abb. 4f) geben die Eidechsen sehr reine, langgezogene Töne ab, die tatsächlich wie das von Fejérváry (1914) bemerkte „Weinen eines Neugeborenen" klingen.

Die bei Behelligung durch den Menschen abgegebenen Laute haben stärkere Geräuschanteile und klingen mehr knarrend oder quietschend. Der festgestellte Frequenzbereich beträgt 0.5—13 kHz, die Lautdauer 20—1800 ms.

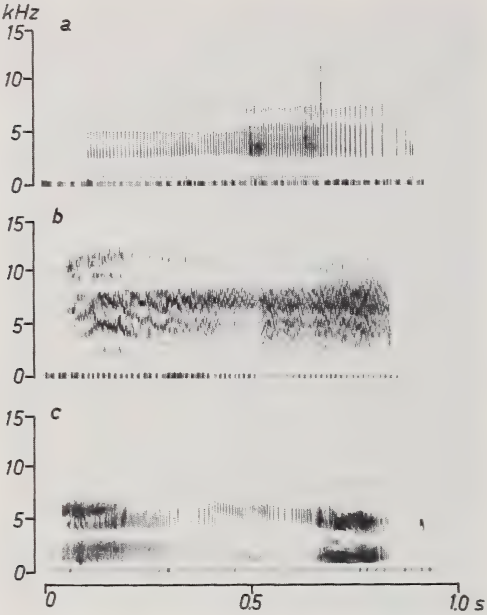


Abb. 6: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia stehlini.* a = reiner Knarrlaut (♂, 160 mm KRL), b = geräuschhafter Laut mit tonalen Anteilen (♀, 75 mm KRL), c = Mischlaut aus a und b (♂, 85 mm KRL).

Gallotia stehlini (Abb. 6—7)

Die größte rezente Art der Gattung verfügt über die lauteste und tiefste Stimme. Das Grundmuster besteht aus Knarrlauten, wie sie am reinsten in Abb. 6a wiedergegeben sind. Diese Knarrlaute können von vokalen Anteilen überlagert sein (Abb. 6b, c), deren Banden moduliert sein können wie in Abb. 7b. Die Art und Weise der Modulation scheint dabei von den Phasen des Ein- und Ausatmens bestimmt zu sein. Tonhafte Laute sind bei *Gallotia stehlini* eher selten und wurden überwiegend bei kleineren Individuen beobachtet. Die Regel sind Knarr- und Geräuschlaute. Wie Abb. 6c zeigt, schließen die Laute gelegentlich auch mit einem kurzen Piepton ab. Der beobachtete Frequenzbereich aller Laute beträgt 0—12 kHz, die Lautdauer 250—900 ms. Dabei ist für das menschliche Ohr leicht zu hören, daß große Tiere in der Regel eine tiefere Stimme (Abb. 7a) haben als kleine (Abb. 7e). Diese Beziehung ist aber metrisch schwer zu fassen, da andere Variable ebenso den Lautaufbau beeinflussen und die intensivsten Frequenzanteile infolge der sehr variablen und geräuschhaften Struktur der Laute nicht immer eindeutig zu bestimmen sind.

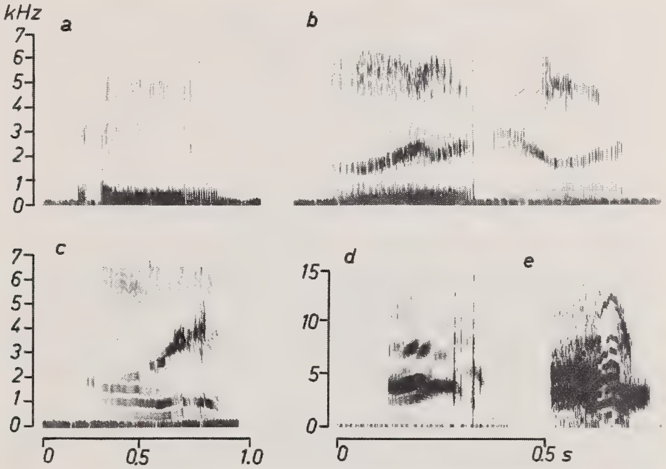


Abb. 7: Sonagramme von Lautäußerungen der *Gallotia stehlini.* a = Tiefer Knarrlaut (♂, 240 mm KRL), b = Knarrlaut mit modulierten tonalen Anteilen (wie vor.), c = Schrei mit mehreren Obertönen (♂, 160 mm KRL), d = Mischlaut (♂, 160 mm KRL), e = Mischlaut (♀, 75 mm KRL).

Diskussion

Zur Funktion der Laute

Um die Funktion der Lautgebung bei den Lacertiden, speziell bei *Gallotia*, verstehen zu können, muß zunächst nach dem Adressaten gefragt werden. Für eine interspezifische Kommunikation muß eine Koexistenz der Eidechsen mit entsprechenden Prädatoren vorausgesetzt werden. Das trifft zwar für die *Psammodromus*-Arten zu, die weite Festlandsareale bewohnen, nicht aber für die Inselendemiten der Gattung *Gallotia.* Als Prädatoren spielen hier nur einige Vögel, vor allem *Falco tinnunculus* und *Corvus corax*, eine Rolle, die aber die Kanarischen Inseln viel zu spät besiedelt haben (sie sind noch artgleich mit ihren außerkanarischen Stammformen), als daß sie einen Selektionsfaktor zur Evolution der markanten Stimme des endemischen Genus *Gallotia* hätten darstellen können. Wahrscheinlicher ist es daher, der Stimme der Lacertiden eine intraspezifische kommunikative Funktion beizumessen, und zwar eine abwehrende, also aposematische Funktion. Mit Mertens (1946) unterscheiden wir hier proaposematische, an Artfremde gerichtete Warnlaute und antaposematische, an Artgenossen gerichtete Drohlaute.

Wie unsere Verhaltensbeobachtungen gezeigt haben, wird der antaposematische Drohlaut von *Gallotia* territorial eingesetzt. Dabei können, im Gegensatz zur Ansicht Molina Borjas (1981), sowohl dominante als auch inferiore Tiere vokalisieren. Terrarienbeobachtungen ergaben, daß inferiore Tiere an ihren Schlupfwinkeln vorbeiziehende dominante Tiere erfolgreich vertreiben können. Umgekehrt beobachteten wir, daß dominante Tiere auch außerhalb ihrer Schlupfwinkel während des Vertreibens von Reviereindringlingen vokalisieren. Von den untersuchten Arten der Gattung *Gallotia* ist *G. atlantica* deutlich weniger stimmfreudig als *G. galloti* oder *G. stehlini*. Die von uns gehörten Laute wurden fast alle provoziert, nur einmal war ein spontan geäußerter Laut bei einer Interaktion im Terrarium zu hören, wobei die Situation (inferiores oder dominantes Tier) nicht beobachtet wurde. Leider liegen für diese Art, wie auch für *G. stehlini*, keine Freilandbeobachtungen vor, die Aufschluß über eine eventuell abends und nachts gesteigerte Rufaktivität, wie für *G. g. palmae* beschrieben, geben könnten.

Für *Psammodromus algirus* ist Vokalisation auch bei Revierkämpfen und Paarungen beobachtet worden. Von *P. hispanicus* sind nur Warnlaute bekannt, über *P. blanci*, *Ichnotropis* und weitere in Tab. 1 aufgelistete Lacertiden existieren keine detaillierten Angaben (vgl. Böhme 1981, Salvador 1981).

Nun ist bei den Lacertiden generell die Färbung das Hauptsignal zur innerartlichen Kommunikation, und gerade die Kanareneidechsen zeichnen sich durch eine markant abgesetzte Signalfärbung, vor allem bei adulten Männchen, aus. Selbst die relativ unauffällig gefärbte *G. stehlini* besitzt mit ihrer orangefarbenen Wangenpartie ein starkes optisches Signal, das sogar durch ähnlich gefärbte nicht verwandte Echsen wie z. B. *Gerrhosaurus major* (eigene Beobachtungen) ausgelöst werden kann. Zu dieser Hauptrolle der optischen Signale paßt der bereits genannte Befund, daß die Stimme der Eidechsen im Freiland kaum gehört wird.

Erst nach Sonnenuntergang, wenn Farbsignale ihre Bedeutung verlieren, kommt offenbar der akustischen Kommunikation eine wesentliche Rolle zu, da die Temperaturen des subtropischen Archipels hoch genug sind, um den Eidechsen auch nach Einbruch der Dunkelheit noch die notwendigen Aktivitätstemperaturen zu gewährleisten. Hierzu trägt sicher auch das dunkle, hitzespeichernde Lavagestein bei. Diese Beziehung zwischen Stimmfähigkeit und Vokalisation auf der einen und nächtlicher Aktivität auf der anderen Seite deckt sich mit dem Befund, daß die Mehrzahl der Arten der obligat stimmfähigen und vokalisierenden Familien Gekkonidae und Pygopodidae nachtaktiv ist. Wie bereits Werner (1969) andeutet, stimmt diese Beziehung auch innerhalb der Gekkonidae. Seine Versuche zum Hörvermögen zeigten, daß die tonempfindlichsten Geckos „all .. are nocturnal and mostly vocalize. Diurnal geckos, however, are insensitive to sound; they are mute and brightly colored, and presumably have visual intraspecific communication. Some nocturnal primitive geckos (members of the Diplodactylinae) are likewise insensitive and mute." Diese bislang offenbar einzige Aussage zur Beziehung zwischen Vokalisation und Nachtaktivität bei Reptilien kann zwar präzisiert werden (auch bunte, tagaktive Geckos wie *Phelsuma* oder *Lygodactylus* sind nicht völlig stumm, und weit mehr Diplodactylinae als im Schrifttum erwähnt sind stimmfähig; Henkel mdl., und Tab. 1), behält aber wohl doch eine allgemeine Gültigkeit, die wir hier über die Geckos hinaus auch für die Lacertidae anwenden. Bei den Iguaniden, der Familie mit der zweithöchsten Anzahl vokalisierender Arten, ist ein ähnlicher Zusammenhang schwer zu erkennen. Der Vergleich der *Anolis*-Arten zeigt zwar, daß die kehlwammenlosen kubanischen Wasseranolis (*A. vermiculatus*, *A. lucius*), denen also das auffällige Farbsignal des spezifisch gefärbten, vorstülpbaren Kehlsackes fehlt, und die oft in dämmrigen Habitaten wie Höhleneingängen leben, eine Stimme haben. Doch trifft das auch auf andere, bunt gefärbte Arten zu. Mit *Anolis grahami* ist allerdings erst eine einzige Art hinreichend auf ihre Stimme hin untersucht worden (Milton & Jenssen 1979).

Zur systematischen Wertigkeit der Stimme

Die 17 von mehr als 200 *Anolis*-Arten, bei denen man bislang eine Stimme wahrgenommen hat (vgl. Tab. 1), verteilen sich offenbar wahllos auf die Alpha- und Beta-Gruppe sowie auf die einzelnen Artengruppen innerhalb der Gattung (Etheridge 1960, Milton & Jenssen 1979). Da die anatomische Basis der Stimmerzeugung, die in der Verdickung der Arytänoidknorpel gesehen wird (Vogel 1976), sehr einfach ist, kann man mit großer Wahrscheinlichkeit eine mehrfach unabhängige Entstehung der Stimme annehmen, wie das auch von Milton & Jenssen (1979) innerhalb der Gattung *Anolis* postuliert wird (vgl. auch Gans & Maderson 1973).

Kann also die in der Gattung *Gallotia* obligate Stimmfähigkeit ein zusätzliches Gattungskriterium im Sinne einer Synapomorphie darstellen? Der outgroup-Vergleich zeigt zunächst, daß es mit *Psammodromus* eine weitere obligat stimmfähige Gattung gibt, deren Laute (Abb. 2) eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit *Gallotia* aufweisen. Dies ist wohl eine Folge des einfachen Lauterzeugungsmechanismus. Einige Arten der Großgattungen *Podarcis* und *Lacerta* müssen hier ebenfalls genannt werden, desgleichen *Ichnotropis* aus Südafrika. Man kann die Stimme von *Gallotia* also auch als konvergente Autapomorphie deuten, wenngleich die Interpretation als Synapomorphie doch näher läge. Alle von Arnold (1973) benutzten Kriterien zur Abgrenzung einer Gattung *Gallotia* sind plesiomorph, ebenso das von Böhme & Bischoff (1976) hinzugefügte ethologische Merkmal des Paarungsbisses, so daß nur der kürzlich beschriebene Karyotyp der Kanareneidechsen mit $2n = 40$ (Cano et al. 1984) die erste und einzige Synapomorphie der Gruppe darstellt. Den Entdeckern ist zu widersprechen, wenn sie diesen Karyotyp als primitiv deuten, ihn aber gleichzeitig als Kriterium für eine eigene Familie Gallotiidae heranziehen. Sie begeben sich damit des bisher einzigen Monophyliebeleges für die Kanareidechsen, der nur noch durch ihre Stimmfähigkeit ergänzbar wäre.

Danksagung. Herrn Prof. Dr. J. Parzefall danken wir für die Beschaffung von Ostkanareneidechsen, Herrn Dr. J.-L. Perret für die Überlassung von Tonaufnahmen. Herr Prof. Dr. G. Heike und Herr Dr. D. Stock ermöglichten die Arbeiten am Sonagraphen. Herrn W. Bischoff danken wir für die Assistenz bei den Aufnahmen.

Summary

Vocalizations of the Iberian lacertids Psammodromus algirus and *P. hispanicus* as well as of the Canarian endemics *Gallotia atlantica*, *G. galloti galloti*, *g. eistentrauti*, *g. caesaris*, *g. gomerae*, *g. palmae* and *G. stehlini* were analyzed sonagraphically. The structure of the calls resembles those known from the families Pygopodidae (*Lialis*, *Delma*) and Iguanidae (*Anolis*) rather than those of Gekkonidae. The vocal repertoire of the lacertids is rather simple; it consists of clicks and various combinations of tonal and noisy components. Duration and frequency range of the sounds are variable; at least frequency range seems to vary with individual size, body temperature and the level of excitement.

Most lizards vocalized when handled, but vocalization was also heard in free-ranging animals kept in cages and observed in the field. Sounds are uttered by inferior individuals defending a hide but also by dominant animals pursuing a rival. Field observations indicate that vocal activity is most intensive after sunset and may last until midnight.

It is argued that vocalization in the highly territorial lizards of genus *Gallotia* may help to regulate the high population densities, especially in the dark when optical signals do not work. The subtropical climate and the heat-gathering lava of the Canary islands make a nocturnal activity possible.

The systematic significance of vocalization in *Gallotia* is discussed. Vocalization may be a synapomorphic character defining the genus *Gallotia*, but it is also present in *Psammodromus* and has been mentioned for *Podarcis*, *Lacerta* and *Ichnotropis*. From this, a multiple parallel evolution can also not be excluded. Therefore, the common derived karyotype of the *Gallotia* species is the only established synapomorphic character justifying a separate generic but not at all familial rank for the Canary lizards.

Resumen

Fueron analisadas sonagráficamente las vocalizaciones de lacértidos ibéricos *Psammodromus algirus* y *P. hispanicus* como también *Gallotia atlantica*, *G. galloti galloti*, *G. g. eisentrauti*, *G. g. caesaris*, *G. g. gomerae*, *G. g. palmae* y *G. stehlini* endémicos de las islas canarias. Las estructuras de los gritos son más bien semejantes a las conocidas de las familias Pygopodidae (*Lialis*, *Delma*) e Iguanidae (*Anolis*), y no así a las de los Gekkonidae. El repertorio vocal de los lacértidos es muy simple; Consta de chasquidos y diversas combinaciones de sonidos y ruidos. La duración y la frecuencia son variables; al menos la frecuencia varía con el tamaño individual, temperatura corporal y grado de exitación. — La mayor parte de las vocalizaciones se obtuvieron durante el manejo, pero también se escucharon en animales que se movían libremente dento de terrarios o incluso en el terreno. Los sonidos son emitidos tanto por animales no dominantes que

defienden sus refugios, como también por dominantes que persiguen a un rival. Las observaciones en terreno demuestran que la actividad acústica es mayor despues de la puesta del sol, pudiendo durar hasta la medianoche. — Se postula que las vocalizaciones en el género *Gallotia*, que es altamente territorial, contribuye a la función de regular las altas densidades poblacionales especialmente en la oscuridad, donde las señales ópticas ya no funcionan. El clima subtropical y la capacidad calórica de la lava hace posible la actividad nocturna de los lagartos canarios. — Se discute el significado sistemático de las vocalizaciones en el género *Gallotia*. La vocalización puede ser un razgo sinapomórfico del género *Gallotia*; pero como también existe en *Psammodromus*, habiendo sido indicado también para *Podarcis*, *Lacerta* e *Ichnotropis*, puede haber surgido por procesos de evolución paralela. El hecho de que las especies de *Gallotia* poseen un cariotipo común derivado, es la única característica sinapomórfica que tienen conjunto, lo que justifica separar los lagartos canarios a nivel genérico pero no a nivel de Familia.

Literatur

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus*. — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. London (Zool.) 25 (8): 291—366.

Barbour, T. & A. Loveridge (1930): Reptiles and amphibians from Liberia. — In: Strong, R. (ed.): Report Harvard-African exped. Liberia, Cambridge/Mass (MCZ), pp. 769—786.

Bedriaga, J. v. (1882): Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. — Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 56: 278—344.

Bischoff, W. (1974): Beobachtungen bei der Pflege von *Lacerta simony stehlini* (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 10 (3/4): 93—103.

Böhme, W. (1981): *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758) — Algerischer Sandläufer. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 479—491.

— & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra 12 (3): 109—119.

Bowker, R.G. (1980): Sound production in *Cnemidophorus gularis*. — J. Herpetol. 14 (2): 187—188.

Cano, J., Baez, M., Lopez-Jurado, L.F. & G. Ortega (1984): Karyotype and chromosome structure in the lizard, *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpetol. 18 (3): 344—346.

Cockburn, J. (1882): On the habits of a little known lizard, *Brachysaura ornata*. — J. Asiat. Soc. Bengal 51 (2): 50—54.

Cogger, H. (1967): Australian reptiles in colour. — Honolulu (East-West-Center Press).

Cyrén, O. (1936): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makaronesiens. — Göteborgs Kungl. Vet. Vitt.-Samh. Handl. (5B) 4 (1): 1—64.

Dely, O.G. & W. Böhme (1984): *Lacerta vivipara* Jacquin, 1787 — Waldeidechse. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Aula) 2/I; 362—393.

Dowling, H.G. & W.E. Duellman (1978): Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. — HISS-Publ. New York.

Dugès, A (1829): Mémoire sur les espéces indigènes du genre *Lacerta*. — Ann. Sci. nat. 16: 337—389.

Eimer, T. (1874): Zoologische Studien auf Capri II. *Lacerta muralis coerulea*. Ein Beitrag zur Darwin'schen Lehre. — Leipzig.

Etheridge, R. (1960): The relationships of the anoles (Reptilia: Sauria: Iguanidae): an interpretation based on skeletal morphology. — Univ. Microfilm inc., Ann Arbor, 236 pp.

Falck, J.W. (1953): Sounds emitted by the common lizard (*Lacerta vivipara*). — Brit. J. Herpetol. 18: 150.

Falk, K. (1921): Südwestafrikanische Reptilien und ihre Heimat. — Wochenschr. Aquar.-Terrarienk. 18: 6—8, 21—23, 58—59, 114—115, 125—127, 176—178, 231—232, 248—250, 286—288, 304—307.

Fejérváry, G.J. von (1914): Über kanarische Lacerten. — Verh. zool.-bot. Ges., Wien 64 (1/2): 320—333.

Fitzsimons, V. (1935): Scientific results of the Vernay-Lang Kalahari expedition, March to September 1930. Reptilia and Amphibia. — Ann. Transvaal Mus. 16: 295—397.

Frankenberg, E. (1974): Vocalization of males of three geographical forms of *Ptyodactylus* from Israel (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — J. Herpetol. 8 (1): 59—70.

— (1975): Distress calls of geckonid lizards from Israel and Sinai. — Israel J. Zool. 24: 43—53.

— (1978): Calls of male and female tree geckos, *Cyrtodactylus kotschyi*. — Israel J. Zool. 27: 53—56.

Gans, C. & P.F.A. Maderson (1973): Sound producing mechanismus in recent reptiles: review and comment. — Amer. Zool. 13: 1195—1203.

Gruber, U.F. (1971): Geckos, Flossenfüße und Schlangenschleichen. — In: Grzimeks Tierleben, München (Kindler) 6: 154—178.

Haacke, W.D. (1969): The call of the barking geckos (Gekkonidae: Reptilia). — Sci. Pap. Namib Desert Res. Station 46: 83—93.

Hediger, H. (1934): Beitrag zur Herpetologie und Zoogeographie Neu-Britanniens und einiger umliegender Gebiete. — Zool. Jb. Syst. 65: 389—582.

Himstedt, A. (1969): Über die Haltung von *Psammodromus algirus*. — Aquar. Terrar. 16 (5): 173.

Kattinger, E. (1972): Beiträge zur Reptilienkunde der südwestlichen Balkanhalbinsel. — Ber. naturf. Ges. Bamberg 47: 41—75.

Klingelhöffer, W. (1957): Terrarienkunde. 3. Teil: Echsen. — Stuttgart (Kernen).

Kral, B. (1966): Anmerkungen zum Vorkommen des Geckos *Gymnodactylus kotschyi* (Steind., 1870) in Bulgarien und zu seiner Aufzucht in Gefangenschaft. — Aquar. Terrar. 13 (10): 336—338.

Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihrer Verwandten. — Zool. Jahrb. Syst. 28: 1—38.

Loveridge, A. (1933): Reports on the scientific results of an expedition to the southwestern highlands of Tanganyika territory. — Bull. Mus. comp. Zool. 74: 197—416.

— (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool. 98 (1): 1—469.

Marcellini, D.L. (1974): The acoustic behavior of the gekkonid lizard, *Hemidactylus frenatus*. — Herpetologica 30: 44—52.

Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktionen der Reptilien. — Abh. Senck. naturf. Ges. 471: 1—108.

Milton, T.H. & T.A. Jenssen (1979): Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami* (Sauria: Igulanidae). — Copeia 1979 (3): 481—489.

Molina Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria — Lacertidae). — Doñana, Acta Vert. 8: 43—78.

Mourgue, M. (1913): Étude sur les *Phyllodactylus* d'Europe, „*Phyllodactylus europaeus*" Gené. — Bull. Soc. Linn. Marseille 1: 45—51.

Myers, C.W. (1971): Central American lizards related to *Anolis pentaprion:* two new species from the Cordillera de Talamanca. — Amer. Mus. Novit. 2471: 1—40.

Obst, F.J. (1981): *Ophisaurus apodus* (Pallas, 1775) — Scheltopusik, Panzerschleiche. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 259—274.

Paulsen, K. (1967): Das Prinzip der Stimmbildung in der Wirbeltierreihe und beim Menschen. — Frankfurt (Akad. Verl.).

Ruibal, R. (1964): An annotated checklist and key to the anoline lizards of Cuba. — Bull. Mus. comp. Zool. 130: 473—520.

Salvador, A. (1981): *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 — Iberischer Sandläufer. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 492—502.

Ščerbak, N.N. (1981a): *Alsophylax pipiens* (Pallas, 1814) — Kaspischer Geradfingergecko. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 37—43.

— (1981b): *Cyrtodactylus caspius* (Eichwald, 1831) — Kaspischer Bogenfingergecko. In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 45—52.

— (1981c): *Cyrtodactylus russowii* (Strauch, 1887) — Transkaspischer Bogenfingergecko. — In: Böhme, W. (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Wiesbaden (Akad. Verlagsges.) 1: 75—83.

Schaunberg, P. (1968): Sur la présence de *Lepidodactylus lugubris* (Duméril & Bibron, 1836) (Reptilia, Gekkonidae) en Équateur. — Rev. Suisse Zool. 75: 415—417.

Schleich, H.-H. (1984): Die Geckos der Gattung *Tarentola* der Kapverden (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 68: 95—106.

Seufer, H. (1979): Der Kaspische Geradfinger-Gecko (*Alsophylax pipiens* Pallas). — Herpetofauna 1 (1): 10—15.

Simms, C. (1970): Lives of British lizards. — Norwich (Goose).

Simons, R. (1877): Tonäußerung des Scheltopusiks (*Pseudopus pallasii*). — Zool. Garten 18: 230—233.

Smith, N.M. (1974): Observation of voice in the western collared lizard, *Crotaphytus collaris bicinctores*. — Great Basin Natur. 34: 276.

Sonneman, N. (1974): Notes on *Delma fraseri* in the northeast of Victoria. — Herpetofauna 7: 15.

Underwood, G. & E.E. Williams (1959): The anoline lizards of Jamaica. — Bull. Inst. Jamaica, Sci. ser. 9: 1—48.

Vogel, P. (1976): Der Stimmapparat der Reptilien, mit besonderer Berücksichtigung von *Lacerta galloti*. — Verh. naturf. Ges. Basel 85 (1/2): 135—153.

Walters, V. (1953): Notes on reptiles and amphibians from El Volcan de Chiriqui, Panamá. — Copeia 1953 (2): 125—127.

Weber, E. & Y.L. Werner (1977): Vocalizations of two snake-lizards (Reptilia: Sauria: Pygopodidae). — Herpetologica 33 (3): 353—363.

Webster, T.P. (1969): Ecological observations on *Anolis occultus* Williams & Rivero (Sauria: Iguanidae). — Breviora 312: 1—5.

Werner, Y.L. (1969): *Cyrtodactylus kotschyi orientalis* in Israel. — Lacerta 24 (12): 94—96.

— (1969): The evolution of vocalization in „higher lower vertebrates": questions raised by recent studies on hearing in lizards. — In: Hecht, M.K., Marcus, L.F. & B.M. Hecht (eds.): Vertebrate evolution: mechanism and process. Rep. NATO Adv. Stud. Inst., p. 33.

—, Frankenberg, E. & O. Adar (1978) Further observations on the distinctive vocal repertoire of *Ptyodactylus hasselquistii* cf. *hasselquistii* (Reptilia: Gekkonidae). — Israel J. Zool. 27: 176—188.

Wever, E.G., Hepp-Reymond, M.C. & J.A. Vernon (1966): Vocalization and hearing in the leopard lizard (*Gambelia w. wislizenii*). — Proc. Nat. Acad. Sci. 55: 98—106.

Williams, E.E., Rivero, J.A. & R. Thomas (1965): A new anole from Puerto Rico. — Breviora 231: 1—18.
Wylie, F.H. (1949): Sounds made by *Gerrhonotus*. — Herpetologica 5: 44.
Zang, R. (1903): Die Stimme der deutschen Lacerten. — Zool. Anz. 26: 421—422.

Dr. W. Böhme, Dr. R. Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1; W. Bings, Zur Marterkapelle 81, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 355—364	Bonn, Oktober 1985

Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias)

por

Luis Felipe López-Jurado

Introducción

El carácter volcánico de las Islas Canarias motiva el que sean realmente muy escasos los hallazgos de vertebrados fósiles en ellas. Hasta ahora, la mayor parte de los restos óseos pertenecientes a la fauna de vertebrados que existió en Canarias antes de la llegada del hombre (independientemente de que algunas especies convivieran con él), han sido hallados en los tubos volcánicos de las islas occidentales, principalmente en Tenerife.

Una gran proporción de los descubrimientos realizados da cuenta de la existencia de grandes lagartos hoy extinguidos, y se han encontrado en Tenerife, La Palma y La Gomera (Mertens 1942; Bravo 1953; Hutterer 1985).

En la isla de Gran Canaria existen algunas citas de fósiles referentes a lagartos (Macau-Vilar 1960; Bravo 1964) y a huevos de tortugas terrestres (Macau-Vilar 1958). Estos hallazgos, sin embargo, nunca han sido estudiados con detalle e incluso alguno de ellos no fue mencionado en una revisión sobre la situación geográfica de los yacimientos paleontológicos de vertebrados terrestres del archipiélago canario (García-Cruz & Marréro-Rodriguez 1979).

El presente artículo tiene por objeto ampliar el oscuro conocimiento que hasta hoy se tiene sobre los vertebrados fósiles de la isla de Gran Canaria, y en concreto sobre los reptiles. Secundariamente pretendemos dar a conocer el descubrimiento de dos nuevos yacimientos paleontológicos en esta isla, así como hacer algunas consideraciones sobre las características generales de dichos yacimientos en el archipiélago canario, y sobre las características evolutivas de las especies implicadas.

Los descubrimientos de reptiles fósiles en Gran Canaria antes de 1983

En el Museo Canario de Las Palmas se encuentran depositadas las piezas a que hacemos referencia a continuación. Debemos agradecer a dicha entidad el habernos facilitado el estudio preliminar de este interesantísimo material.

1) Lagartos fósiles.

Se conservan cuatro pequeños bloques de lapilli, cada uno de los cuales con-

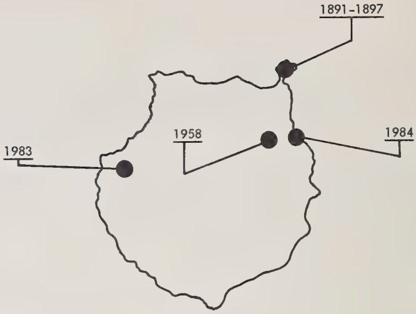


Fig. 1. — Localización geográfica de los yacimientos conocidos hasta ahora de vertebrados fósiles en la isla de Gran Canaria. Se han representado los años en que cada uno de ellos fue descubierto. En el caso de la Isleta se ha señalado el periodo de años en que se obtuvo el material analizado en éste artículo.

tiene en su interior el esqueleto prácticamente completo de un lagarto en excelente estado de conservación y avanzado grado de fosilización.

En los registros del Museo Canario puede encontrarse la fecha del hallazgo de las 4 piezas: 1891, 1892, 1895 y 1897; sin que podamos saber con certeza a cual corresponde cada uno de estos años por haberse extraviado las etiquetas originales.

Todos los ejemplares proceden de la Isleta de Gran Canaria, situada al noreste de la isla; y fueron encontrados cuando se cortaban bloques de lapilli en el sustrato volcánico para ser utilizados como material de construcción. Al parecer, por aquellas mismas fechas se colectaron algunos ejemplares más, pero hasta hoy no hemos podido saber donde se encuentran depositados.

Los huesos estan muy afectados presumiblemente por el intenso calor sufrido y los animales murieron al quedar atrapados por las emisiones volcánicas. A este respecto, nos parece interesante hacer notar que no se han desprendido los

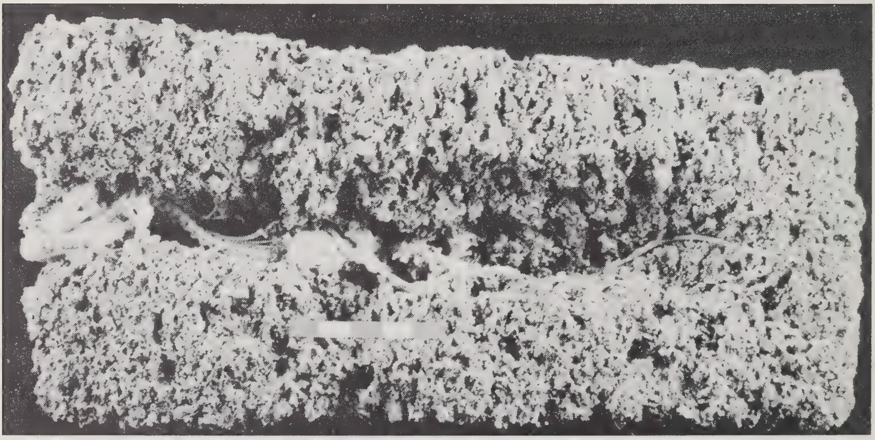


Fig. 2. — Esqueleto completo de lagarto fósil de la Isleta. Nótese la postura retorcida del cuerpo y el estado de conservación de la cola. Foto Museo Canario.

osículos supraoculares, que son los primeros huesos en perderse a los pocos días de la muerte de un lagarto cuando su cuerpo queda al aire libre (figuras 2, 3 y 4).

Los esqueletos corresponden a tres animales adultos y un juvenil. La postura retorcida que presentan los cuerpos, hace muy dificil la obtención de las medidas corporales con exactitud, a excepción de algunas de la cabeza. En la tabla 1 mostramos los datos obtenidos sobre los 4 ejemplares fósiles así como las medidas comparativas obtenidas a partir de una selección hecha con 330 ejemplares de *Gallotia stehlini* de la población que hoy vive en la Isleta sobre la que estamos estudiando el crecimiento de esta especie.

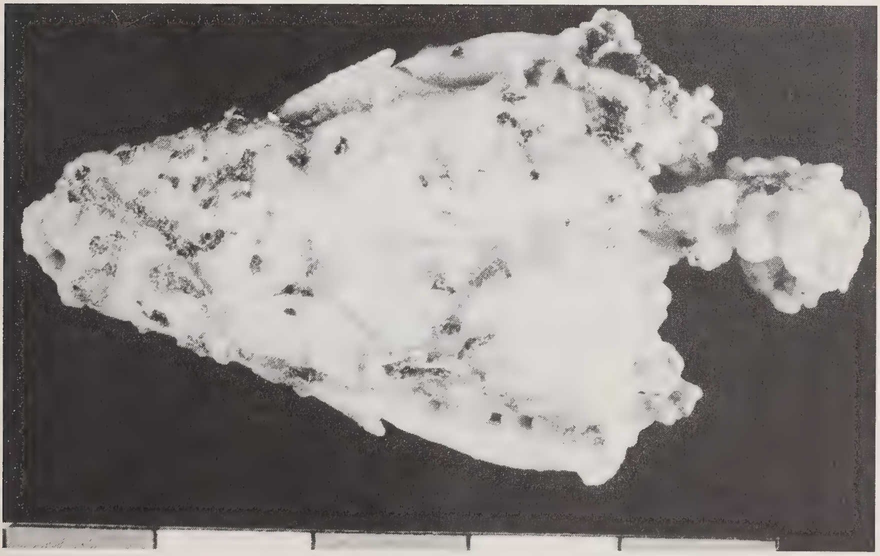


Fig. 3. — Detalle dorsal de la cabeza y primeras vértebras cervicales de un lagarto adulto de la Isleta. Foto Museo Canario.

Tabla 1. — Sexo y medias de la longitud del píleo (LP) y de la longitud cabeza-cloaca (LCC) de los 4 lagartos fósiles de la Isleta, comparada con el rango de variación de las mismas medidas para una selección de 5 lagartos al azar para cada clase de tamaño definida por las medidas de los fósiles, a partir de un total de 330 lagartos de la población que actualmente vive en la Isleta. Todas las medidas son en milímetros.

FOSILES				ACTUALES	
No	SEX	LP	LCC	LP	LCC
1	JUV.	20.0	135	27.5—29.5	107—112
2	AD.	34.0	178	33.0—35.0	122—140
3	AD.	38.8	160	38.0—39.0	133—152
4	AD.	44.4	190	42.0—45.0	145—172

Desde el punto de vista cuantitativo, según las medidas obtenidas los ejemplares fósiles pueden representar perfectamente a *Gallotia stehlini* aunque ninguno de ellos alcanza las medidas máximas que para estos caracteres pueden encontrarse hoy en los lagartos que viven en este lugar (observaciones personales). Hay que tener en cuenta que 4 ejemplares son muy pocos como para generalizar sobre el tamaño que podían llegar a tener los animales más grandes de la población de lagartos que vivía en la Isleta en el momento de la erupción volcánica que indudablemente es pleistocénica aunque no se conoce la fecha con exactitud; pues la localización exacta del yacimiento no se ha podido efectuar y en este lugar existen dos partes de edades geológicas diferentes; una más joven al norte, este y sur, y otra más antigua al oeste.

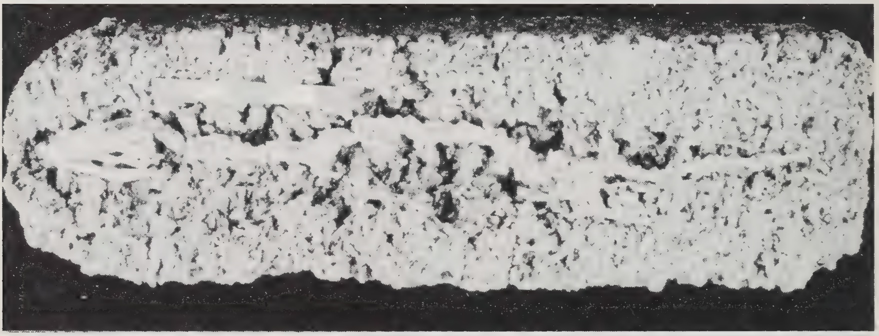


Fig. 4. — Ejemplar joven de lagarto fósil de la Isleta. Foto Museo Canario.

Este material fue identificado como perteneciente a la misma especie que hoy vive en Gran Canaria por Macau-Vilar (1960) y Bravo (1964), pero sin precisar en ningún caso la base de dicha adscripción.

Aparte del tamaño, las caracteristícas óseas que se pueden visualizar con cierto detalle, son similares a las correspondientes a *Gallotia stehlini* y en general al género *Gallotia*; por lo que de una manera preliminar parece prudente clasificar a esta forma de lagarto como *Gallotia* aff. *stehlini.*

2) Huevos fósiles de quelonios.

Macau-Vilar (1958) describió unos huevos fósiles encontrados en la zona de Jinamar, al este de la isla de Gran Canaria. Dos de ellos aún incrustados en la matriz original, se encuentran hoy depositados en la colección del Museo Canario y estan siendo estudiados mediante el análisis ultraestructural de la cáscara (Hirsch & López-Jurado, in prep.), confirmándose la pertenencia de los mismos a una tortuga terrestre de gran tamaño (figura 5).

El tamaño de los huevos (tabla 2), utilizando sólo las medidas que Macau-Vilar obtiene sobre los pertenecientes al mismo tipo que los 2 conservados en el Museo Canario(1) y la obtenida por nosotros sobre el ejemplar mejor conservado, es similar e al de los mayores quelonios terrestres actualmente vivientes, *Geochelone elephantopus* y *G. gigantea* (Ewert, 1979); correspondiendo a tortugas que podrían alcanzar una longitud comprendida entre 1 y 1.10 metros.

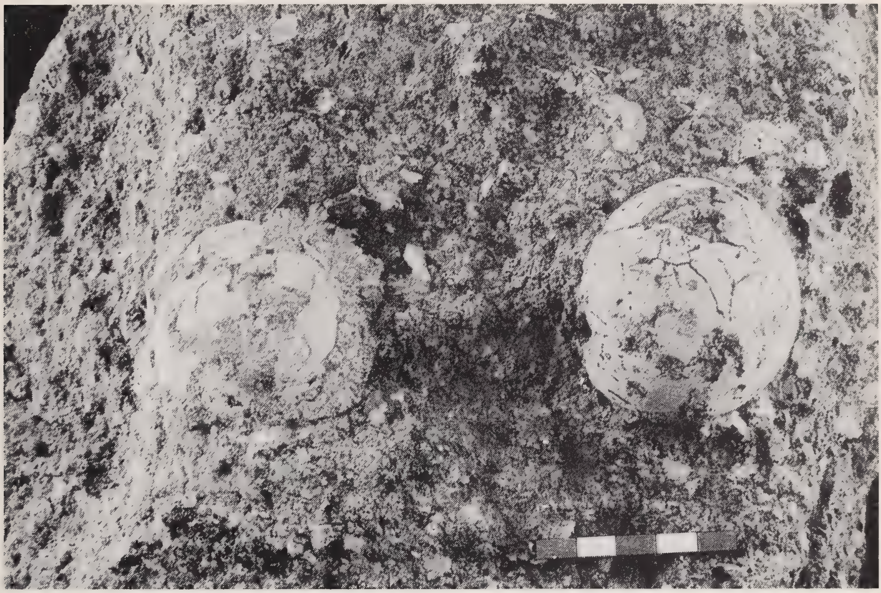


Fig. 5. — Huevos fósiles de *Geochelone* sp. de la isla de Gran Canaria englobados en la matriz original. Foto Museo Canario.

Tabla 2. — Medidas en centímetros correspondientes a los tres ejes principales del ovoide (sensu Macau-Vilar 1958) para los dos huevos de la colección del Museo Canario y para 4 huevos de la colección privada de Macau-Vilar, no estudiada por nosotros.P. A., medida del diámetro de uno de los huevos de la colección del Museo Canario, realizada por nosotros sobre el único ejemplar en mejores condiciones para ello. El tamaño medio para los 6 huevos de *Geochelone* sp. de la isla de Gran Canaria es de 5.73 cm, con un rango de variación comprendido entre 5.36 y 6.10 cm. Para *Geochelone elephantopus* las dimensiones son 5.52—5,65 x 5.95—5.97 cm, medidos segun dos ejes solamente (Shaw in Ewert 1979).

	MUSEO CANARIO		P.A.	COLECCION MACAU—VILAR			
Diámetro menor	5.8	6.1	—	5.98	6.36	5.80	6.00
Diámetro medio	5.5	5.4	5.8	5.90	6.10	5.78	5.90
Diámetro menor	4.9	4.6	—	5.81	5.86	5.75	5.74
Tamaño medio	5.4	5.36	5.8	5.89	6.10	5.77	5.88

---

(1) Macau-Vilar (1958) analizó dos tipos de huevos. Unos cuya matriz de relleno es idéntica a la de los analizados por nosotros y otros en cuyo interior existen cristales de aragonito en disposición periradial ocupando todo el huevo. No habiendo visto ningun "huevo" de éste tipo, no incluimos las medidas de los mismos en el presente artículo.

La existencia de estos huevos es por supuesto una referencia indirecta pero a nuestro juicio definitiva, sobre la existencia en la isla de Gran Canaria, de tortugas terrestres de gran tamaño. En Tenerife se encontraron huesos de tortugas terrestres gigantes de tamaños algo menores, 50 y 80 centímetros de longitud total (Ahl 1925, 1928; Burchard 1928, 1934). Sin embargo en el Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife se conserva un fémur incompleto que sin duda corresponde a un animal de longitud superior a 1 metro. Esta especie fue descrita con el nombre de *Testudo burchardii,* aunque a nuestro juicio es más correcto el incluirla en el género *Geochelone* con el nombre de *G. burchardii.*

La localidad donde fueron descubiertos estos huevos y concretamente el lugar exacto, se encuentra hoy imposible de estudiar debido a la existencia de un estanque para el riego durante cuya construcción se encontraron las piezas. Sin embargo, un reconocimiento general de la zona permitió hallar el nivel en el que se encontrarían los fósiles, a juzgar por la existencia de matriz idéntica a la que engloba a los dos huevos junto con gasterópodos terrestres similares a los asociados a la pieza del Museo Canario. Todos los indicios obtenidos apuntan hacia la actividad volcánica como la causante de la formación de este yacimiento, actuando sobre un terreno en el que se encontraban algunos nidos(2) de tortugas terrestres gigantes.

La formación en la que se encuentra el yacimiento es miocénica (Macau-Vilar 1958), lo que sitúa a estos fósiles como los más antiguos de vertebrados terrestres encontrados en Gran Canaria.

Los reptiles del yacimiento de La Aldea

En el mes de Agosto de 1983, el biólogo D. Carlos Suárez junto con los geógrafos Dª Emma Pérez y D. Antonio Santana, encontraron unos restos óseos de lagartos en la desembocadura del barranco de La Aldea, situado al oeste de Gran Canaria. Estos restos fueron puestos a nuestra disposición constatando entonces que se trataba de huesos de lagartos de dimensiones mayores a la actual especie *Gallotia stehlini.* Un examen posterior de la localidad realizado conjuntamente por nosotros y D. Carlos Suárez, dió como resultado la obtención de numerosos restos de lagartos de gran tamaño y de un mamífero extinguido del género *Canariomys.*

La excavación realizada entre el 10 de Enero y el 24 de Febrero de 1984 por el Equipo Interdisciplinario LALDEA 84, permitió poner de manifiesto los resultados obtenidos en un yacimiento por deposición natural sedimentaria con huesos de aves (al menos 6 especies), mamíferos (una nueva especie del género *Canariomys,* un pequeño múrido probablemente *Mus,* un canino de un cánido y dos molares de un bóvido) y reptiles.

---

(2) Un vecino nos confirmó el hallazgo de huevos en una zona diferente a la de Macau-Vilar pero muy cercana, hace unos 40 años al extraer piedra para utilizarla como material de construcción.

Aunque aún no se han obtenido los resultados del análisis del C-14, geomorfológicamente se puede situar el yacimiento en el Cuaternario reciente y concretamente en la tercera transgresión (Equipo Interdisciplinario de la Excavación LALDEA 84, 1985).

Los reptiles que se han encontrado en este yacimiento, pertenecen a las 3 familias actualmente presentes en Gran Canaria. El material obtenido consta de 3 dentarios, 1 maxilar y 1 fémur de un gecónido (*Tarentola* sp.) y 4 dentarios, 1 maxilar, 1 frontal y 1 fémur de un escíncido (*Chalcides* sp.). El lagarto encontrado pertenece al género *Gallotia* a juzgar, entre otros caracteres, por el número de vértebras de un individuo completo en conexión y la morfología de las cúspides dentarias. De ésta especie se han hallado gran cantidad de restos pertenecientes a casi un centenar de animales, incluyendo todas las clases de tamaños previsibles (a excepción de individuos recién nacidos).

Aunque todo éste material se encuentra en fase de estudio, podemos avanzar aquí que por el tamaño de las mayores piezas halladas, éste lagarto supera ampliamente el tamaño de los mayores animales conocidos de *Gallotia stehlini*. Esta forma de *Gallotia* es pues, aún más grande y robusta que *stehlini*, aunque sin alcanzar los excepcionales tamaños máximos de *Gallotia goliath* de Tenerife, La Palma y La Gomera (Mertens 1942; Bravo 1953; Hutterer 1985; y datos propios).

A la espera de los resultados del C-14 y de la terminación de los estudios que actualmente realizamos sobre todo este material, poco más podemos decir, salvo añadir que falta por saber si el lagarto de La Aldea era sólo una forma diferenciada localmente ó si por el contrario ocupaba en esa época toda la isla de Gran Canaria.

El yacimiento del Barranco de Jinamar

En Marzo de 1984 descubrimos en la desembocadura del barranco de Jinamar, situado al este de Gran Canaria, un nuevo yacimiento cuaternario en el que hasta la fecha sólo hemos hallado los restos en conexión de un lagarto pero sin la cabeza. Al parecer se trata de un nuevo ejemplar del género *Gallotia*, cuyos restos en esta zona son muy escasos.

Los cuatro yacimientos mencionados en este artículo, han sido representados geográficamente en la figura 1.

Comentarios finales

Una parte importante de los vertebrados terrestres fósiles de Canarias la constituyen los reptiles y muy especialmente los lagartos. Las clásicas formas de *Gallotia goliath* y *G. maxima* de Tenerife, como ya apuntó Gasc (1971), probablemente sean en realidad una única especie. Se hace pues muy necesaria, la revisión profunda de esta cuestión incluyendo a las formas fósiles de grandes lagartos de La Palma y La Gomera.

Los tubos volcánicos de Tenerife en los que se han encontrado mayoritariamente los huesos de estos animales son susceptibles de ser fácilmente contaminados por especies actuales al persistir abiertos al exterior. En Gran Canaria, por el contrario, los restos hallados están incluidos en yacimientos sellados, bien en coladas volcánicas ó bien en sedimentos de barranco.

La falta de dataciones cronológicas absolutas dificulta bastante la interpretación de algunos resultados pero se puede aventurar que el *Gallotia de la Aldea* ha sufrido, al menos localmente, una reducción de talla y una variación de otros caracteres morfológicos quizás correlativamente con un aumento progresivo de la aridez ó quizás también por el aumento de una presión de predación.

Con respecto a esto, tanto en las islas Galápagos (Steadman 1982) como en Puerto Rico (Pregill 1981) se ha constatado la disminución del tamaño de algunas especies de reptiles desde las tallas fósiles cuaternarias hasta las actuales, sugiriéndose en ambos casos que la predación por parte de algunas especies de vertebrados introducidas por el hombre ha sido el factor causante.

Las características variaciones clinales que manifiestan hoy en día los lagartos canarios en algunas islas (*Gallotia galloti* y *G. atlantica*) a veces determinan poblaciones de tamaños muy diferentes en cuanto a talla y proporciones corporales, por lo que a nuestro parecer, es muy posible que los grandes lagartos fósiles de Tenerife, La Palma y La Gomera solo fueran en realidad formas locales diferenciadas hacia el gigantismo como resultado de fuertes presiones selectivas motivadas, al menos en parte, por procesos de neocolonización; coexistiendo con otras formas de tamaño mucho más pequeño simpátrica ó alopátricamente, y por consiguiente muy susceptibles de ser eliminadas por factores como la predación humana. En este contexto es muy significativo que *Gallotia stehlini* no haya sido eliminado de Gran Canaria pese a constituir un recurso de gran importancia en la dieta de los aborígenes canarios (observaciones personales). A nuestro parecer la aparición del hombre en una isla puede ó no, ser responsable de la desaparición de especies o de su rarificación, pero en cualquier caso cada una de las islas debe ser tratada en principio con independencia de las demás.

Anteriormente a esta paleofauna cuaternaria parecen situarse en el tiempo los lagartos fósiles de la Isleta de Gran Canaria, que serán estudiados en profundidad en un cercano futuro.

Por último, los reptiles fósiles más antiguos de archipiélago canario conocidos hasta ahora, son las tortugas terrestres gigantes existentes en las islas de Tenerife y de Gran Canaria.

Agradecimientos. Nos es muy grato agradecer la ayuda prestada por el Museo Canario de Las Palmas y por el Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife, al permitirnos el acceso y estudio del material de sus colecciones mencionado en éste artículo, y al Dr. R. Hutterer por las correcciones al resumen inglés y la realización del aleman. El presente trabajo se incluye dentro del proyecto de investigacíon del Consejo Superior de Investigaciones Científicas titulado "Evolución en condiciones de insularidad", desarrollado por el Museo Nacional de Ciencias Naturales.

Summary

The fossil reptiles of Gran Canaria (Canary Islands) are reviewed and some preliminary new results are given.

In the Miocene of Jinamar there have been found eggs of testudinid tortoises, similar in size to the recent species of *Geochelone* (mainly *G. elephantopus*). The Gran Canaria tortoise is presumably related to *Geochelone burchardii* from the Miocene of Tenerife.

At the end of the last century, four complete skeletons of lizards were found on La Isleta. We have classified them as *Gallotia* aff. *stehlini.*

A new Quaternary bed has been discovered in the southwest of Gran Canaria which yielded several interesting fossil reptiles. *Chalcides* sp. and *Tarentola* sp. are present, and also a large lizard which is larger than *Gallotia stehlini* but smaller than *Gallotia goliath.*

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht der Herpetofauna des Paläozäns von Gran Canaria (Kanarische Inseln) gegeben, und einige vorläufige Resultate neuer Forschungen werden mitgeteilt.

Aus dem Miozän von Jinamar sind Landschildkröteneier bekannt, die denen rezenter Arten von *Geochelone* (vor allem *G. elephantopus*) in der Größe ähnlich sind. Die fossile Art von Jinamar ist vermutlich mit *Geochelone burchardii* aus dem Miozän von Tenerife nahe verwandt.

Ende des letzten Jahrhunderts wurden in Tuffen von La Isleta vier vollständige Skelette von Eidechsen gefunden, die hier als *Gallotia* aff. *stehlini* klassifiziert werden.

Im Südwesten von Gran Canaria wurde kürzlich eine quartäre Fossillagerstätte entdeckt, die zahlreiche Reste von Reptilien enthielt. *Chalcides* sp. und *Tarentola* sp. sind dort ebenso vertreten wie eine große Eidechse, die größer als *Gallotia stehlini*, aber kleiner als *G. goliath* war.

Bibliografía

Ahl, E. (1925): Über eine ausgestorbene Riesenschildkröte der Insel Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 77A (4): 575—580.

— (1928): Über einen weiteren Fund von *Testudo burchardii* E. Ahl auf Teneriffa; in Burchard, O. & E. Ahl: Neue Funde von Riesen-Landschildkröten auf Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 79A (4), 1927: 445—447.

Burchard, O. (1928): Über die Auffindung fossiler Knochenreste einer Riesen-Landschildkröte auf Teneriffa; in Burchard, O. & E. Ahl: Neue Funde von Riesen-Landschildkröten auf Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 79A (4), 1927: 439—444.

— (1934): *Testudo burchardii* E. Ahl. El primer gran fósil descubierto en Canarias. — Inst. Est. Canarios 1, 15 pp.

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las Islas Canarias. — Est. Geol. Inst. Invest. Geol. Lucas Mallada 9 (17): 7—34.

— (1964): Geografía general de las Islas Canarias, Tomo II. Gran Canaria, Fuerteventura, Lanzarote. — Goya ed., Tenerife, 592 pp.

Equipo Interdisciplinario de la Excavación Paleontológica Laldea 84 (1985): Memoria final del proyecto de investigación paleontológica, palinológica y sedimentológica del yacimiento de la desembocadura del barranco de La Aldea de San Nicolás de Tolentino. 122 pp.

Ewert, M.A. (1979): The embryo and its egg: development and natural history, pp. 333—413 in Harless, M. & H. Morlock (eds.) Turtles. Perspectives and Research. Wiley & Sons, New York. 695 pp.

García-Cruz, C.M. & A. Marrero-Rodriguez (1979): Sobre la distribución geográfica de los yacimientos de vertebrados fósiles de las Islas Canarias. — Vieraea 8 (1), 1978: 95—106.

Gasc, P.P. (1971): Les variations columnaires dans la région présacrée des sauriens. Application à la reconstitution de *Lacerta goliath* Mertens. — Ann. Paleont. (Verteb.) 57 (1): 131—156.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Macau-Vilar, F. (1958): Contribución al estudio del mioceno canario. — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. 56: 477—486.

— (1960): Contribución al estudio del Cuaternario de Gran Canaria. — Ann. Est. Atlant. 6: 117—132.

Mertens, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25 (4/6): 330—339.

Pregill, G.R. (1981): Late Pleistocene herpetofaunas from Puerto Rico. — Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 71: 1—72.

Steadman, D.W. (1982): Fossil birds, reptiles and mammals from Isla Floreana, Galapagos Archipelago. — Ph. D. Dissertation. Univ. Arizona. Microfilm printed by University Microfilms International, Ann Arbor, Michigan. 240 pp.

Luis Felipe López-Jurado, Departamento de Biología, Colegio Universitario de Las Palmas, Apartado Postal no. 550, Las Palmas de Gran Canaria, Islas Canarias, Spain.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 365—394	Bonn, Oktober 1985

Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera

von

Rainer Hutterer

Einleitung

Über fossile oder subfossile Eidechsen der Kanareninsel Gomera liegen bisher kaum konkrete Daten vor, auch wenn manche Autoren die eine oder andere Art als nachgewiesen anführen. Die wenigen Originalquellen (v. Fritsch 1870: 103; Boettger 1873: 174) sind in der Folge von Lehrs (1909), Mertens (1942), Bravo (1953), Marrero Rodríguez & Garcia Cruz (1979), Molina Borja et al. (1980), Bings (1980), Böhme et al. (1981), Baez (1982) und Bischoff (1982) so umgedeutet worden, daß Befunde entstanden, denen eine greifbare Grundlage fehlt. Es ist deshalb zunächst notwendig, die genannten Originalquellen neu zu studieren und zu deuten.

K. von Fritsch (1870) berichtete in einem Vortrag über die ostatlantischen Inseln auch über seine naturwissenschaftlichen Beobachtungen auf Gomera. Nach kurzer Erwähnung eines Geckos, eines Skinks und der Eidechse *Lacerta galloti* fährt er fort: „Auf den Kanaren scheinen außerdem noch andere Reptilien zu leben. Durch geringere Schnelligkeit der Bewegung, mehr bläuliche Färbung, relativ größere Breite, weit bedeutendere Größe und weniger geselliges Vorkommen unterscheidet sich nämlich von der häufigen *Lacerta Galloti* eine andere Eidechse, die ich namentlich auf Hierro, Gomera und Canaria gesehen habe. Wissenschaftlich untersucht ist dieses Thier noch nicht, von dem vollständige Exemplare noch nicht nach Europa gebracht worden sein dürften; ein von mir gesammelter Schädel ist in der Sammlung des eidgenössischen Polytechnikums in Zürich leider spurlos verschwunden."

Diese Bemerkungen sind offenbar noch nie wörtlich genommen worden. Fritsch berichtet über große Echsen auf Hierro, Gomera und Gran Canaria, die er dort selbst gesehen hat, und über einen Schädel dieser ihm unbekannten Form, wobei offen bleibt, auf welcher der drei Inseln er ihn sammelte. Einige Jahrzehnte später wurden tatsächlich große Eidechsen auf Hierro und Gran Canaria entdeckt und als *Lacerta simonyi* Steindachner, 1889 und *Lacerta stehlini* Schenkel, 1901 beschrieben. Die von v. Fritsch mitgeteilten Beobachtungen stellen somit den bisher einzigen Hinweis darauf dar, daß eine entsprechend große Echse im 19. Jahrhundert auch auf Gomera gelebt hat!

Oskar Boettger (1873), ein seinerzeit bedeutender Herpetologe, bearbeitete einen Teil der durch v. Fritsch mitgebrachten Echsen. In seiner Abhandlung schreibt er u. a. im Kapitel über *Lacerta galloti*: „. . . Weiter hatte ich Gelegenheit, die Skelette von Herrn von Fritsch 1863 auf Ferro gesammelter Exemplare dieser Art, sowie einen sehr großen subfossilen Kiefer, sicher von einer ächten *Lacerta*, vermuthlich von dieser Art, von Agulo auf Gomera zu sehen. Alle diese Stücke stimmen sehr gut sowohl mit der Diagnose, als auch mit der ausführlichen Beschreibung bei Duméril und Bibron überein."

Hält man sich eng an den Text, so hat Boettger einen sehr großen subfossilen Kiefer, vermutlich von *Lacerta galloti*, aus Agulo auf Gomera in Händen gehabt. 'Sehr groß' ist hier relativ zur Größe von *Lacerta galloti* gemeint. Boettger kannte v. Fritschs Berichte über große, bisher unbekannte Eidechsen und hätte diese Berichte wahrscheinlich auf den subfossilen Kiefer bezogen, wenn er eine außergewöhnliche Größe gehabt hätte.

Außer den beiden älteren Quellen ist noch eine kurze Notiz von Bravo (1978) zu nennen. In einer Übersicht bekannter und unveröffentlichter Fossilfunde heißt es: „Lagartos fósiles de gran talla, y vivos del mismo grupo, se encuentran en Gran Canaria, La Palma (Los Llanos de Ariadne), Tenerife, La Gomera y El Hierro". Auf dieser Notiz basieren vermutlich die Angaben verschiedener spanischer Autoren (Garcia Cruz, Marrero & Hernandez 1980; Baez 1982; Baez, Bacallado & Martín 1984).

Der Verfasser entdeckte in den Jahren 1981 und 1982 auf Gomera einige Fundstellen, die unter anderem rund 250 Reste von Eidechsen lieferten. Vergleichsmaterial wurde 1982 und 1984 auf Hierro und Tenerife gesammelt. Zusätzlich wurde das Originalmaterial zu den Arbeiten von Mertens (1942) und Böhme et al. (1981) herangezogen. Weiteres Vergleichsmaterial verdanke ich Herrn W. Bings, Bonn. Damit ist es erstmals möglich, einige Angaben über die Geschichte der Eidechsengattung *Gallotia* auf der Insel Gomera zu machen.

Material, Fundstellen, Methoden

Untersucht wurden rund 1100 Knochenreste von Lacertiden aus prähispanischen und subfossilen Fundstellen der Inseln Gomera, Hierro und Tenerife (Tab. 1). Zum Vergleich wurden Skelette rezenter Arten herangezogen (*Gallotia galloti gomerae* 2, *G. g. eisentrauti* 1, *G. atlantica* 1, *G. stehlini* 1). Das Fundmaterial stammt von folgenden Lokalitäten, die der Einfachheit halber mit Kennziffern versehen sind:

G1: La Gomera; Barranco de Chinguarime (28°01'10"N, 17°10'10"W); Aufschlüsse am westlichen Hang des Tales, ca. 15—20 m über N.N.; coll. R. Hutterer & S. Lenné, 1981, 1982; Abb. 1a—c. Der an seiner Mündung etwa 200 m breite Barranco ist vollkommen mit abgerundetem Geröll ausgefüllt; inseleinwärts ist die Talsohle dicht mit *Plocama pendula* bewachsen. Die Hänge, die beiderseits in einem Winkel von ca. 40° ansteigen, sind an ihrer Basis bis in eine Höhe von 1 bis 5 m durch die aus dem Innern der Insel herabgeströmten Wassermassen angeschnitten und somit aufgeschlossen. Der ergiebigste Aufschluß ist in Abb. 1 abgebildet. Als unterste Schicht ist eine alte, höher gelegene Talsohle mit kantengerundeten Steinen erkennbar, auf der die eigentliche Fundschicht aufliegt. Sie besteht aus einer feinkörnigen, grauen Tufflage, auf der festere, zum

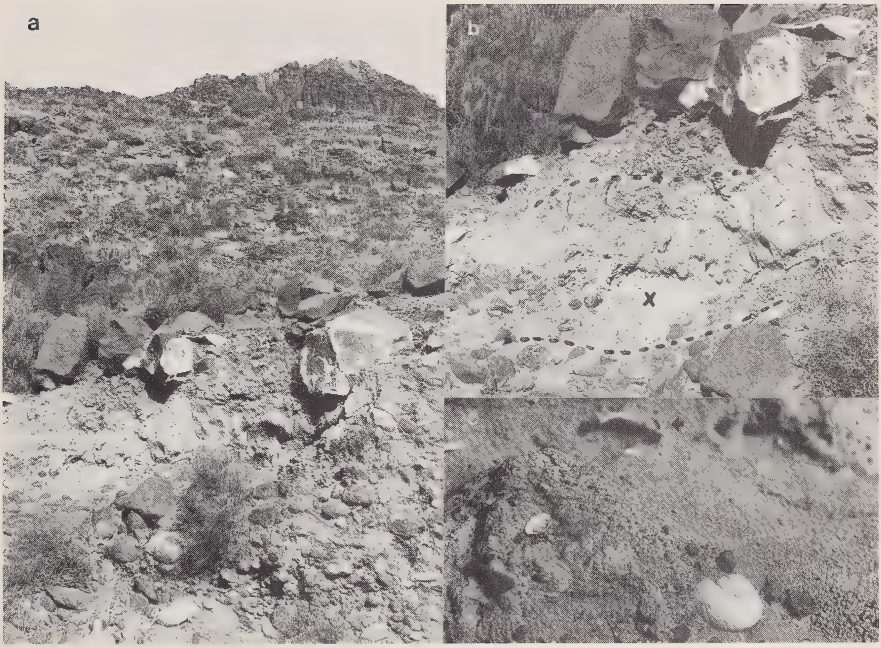


Abb. 1: Ansicht der Hauptfundstelle G1 im Barranco de Chinguarime; (a) natürlicher Aufschluß, davor Büsche von *Launaea arborescens*, auf dem Talhang neben *Launaea* auch *Kleinia neriifolia*, *Euphorbia canariensis* und Gräser; (b) vergrößerter Ausschnitt der Fundschichten, durch unterbrochene Linien markiert; beachte die weißen Kalkkrusten; (c) die mit 'x' markierte Stelle zeigt zwei partiell freigewitterte, in Windrichtung eingebettete Fossilien, im Vordergrund eine *Hemicycla moussoniana*, im Hintergrund eine Scapula von *Gallotia goliath*.

Teil stark verbackene erdige und mehr braun gefärbte Schichten aufliegen. Den oberen Abschluß bilden große Basaltbrocken und mit Basaltsplittern vermengte Erde. Die in der oberen Deckschicht liegenden Basalte sind mit weißen Kalkkrusten überzogen, die nach Krejci-Graf (1960) aride Klimaverhältnisse anzeigen. Wirbeltierknochen wurden in den feinen und festeren grauen bis braunen Schichten zusammen mit zahlreichen Gehäusen von Landschnecken gefunden, auch mit Sediment ausgefüllte, fossilisierte Pflanzenteile waren darunter. Die vorgefundenen Lagerungsverhältnisse sprechen am ehesten für eine fossile Hangdüne, in die Tier- und Pflanzenreste eingeweht worden sind, bevor Hangschutt sie überdeckte. Für diese Deutung spricht auch die eingerichtete Lage einiger Fossilien, die, durch Winderosion teilweise freigelegt, in ihrer ursprünglichen Einbettungslage vorgefunden wurden (Abb. 1c).

Eine genaue zeitliche Einstufung der Fundschichten liegt bisher noch nicht vor, doch sind Verhältnisse gegeben, wie sie Klug (1968) für das Jung-Pleistozän der Kanarischen Inseln angibt. Auch die Rieseneidechsen von Tenerife sind aus geologischer Sicht (Bravo 1953) in das Pleistozän gestellt worden.

Entsprechende Fundschichten waren entlang der Hangsohle in einem Bereich von etwa 30 m vorhanden. Sie werden hier alle unter G1 zusammengefaßt. Die Fossilien wurden durch Absuchen der Hänge und durch Aussieben gewonnen. Aus der abgebildeten Schicht (Abb. 1) wurde rund ein Kubikmeter per Hand ausgesiebt.

G2: La Gomera; Barranco de Machal (28°04'10"N, 17°06'30"W); coll. R. Hutterer & S. Lenné, 1982. Fundlage ähnlich G1; es wurden überwiegend Gastropoden und wenig Wirbeltierreste gefunden. Ein Wirbel von *Gallotia galloti* befand sich in der Rohbodenfüllung eines Schneckengehäuses.

G3: La Gomera; Barranco de Santiago (28°02'N, 17°10'50"W); coll. R. Hutterer, 1982. Anders als bei den Fundstellen G1 und G2 wurden hier die Fossilien an einem Hang des Barancos in erheblicher Höhe (4 m) vom Talboden in einer festen Hangbreccie gefunden, die die Zwischenräume zwischen z. T. großen Basaltblöcken ausfüllte. Die Höhe über dem Meer beträgt 40—50 m. Fossilien wurden unter den überhängenden Blöcken aufgelesen, teilweise wurde auch versucht, sie aus der Breccie herauszuschlagen, was aus Sicherheitsgründen bald aufgegeben werden mußte. Die Knochenreste dieser Fundstelle sind stark zertrümmert und größtenteils von einer festen Breccie umgeben, die nur bedingt ein Freilegen der Knochen gestattet. Hier wurden auch die gleichen Gastropoden und Pflanzenreste wie in Fundstelle G1 gefunden, weshalb beide Fundstellen zeitlich ungefähr gleich einzustufen sind.

Nur wenige Meter von der geschilderten Hangbreccie entfernt fand ich einen fast vollständigen Schädel von *Gallotia simonyi* (Abb. 16) in einer rotgefärbten Tufflage.

G4: La Gomera; Barranco de Santiago; coll. R. Hutterer, 1982. An der ostwärts gelegenen Hangseite in einer Erosionsrinne neben Gastropoden einige Knochen von *G. goliath.*

G10: La Gomera; Barranco de Chinguarime; R. Hutterer & S. Lenné coll., 1981, 1982. In Meeresnähe befinden sich einige zum Teil eingestürzte Höhlen unter überhängenden Felsen. In der Bodenschicht einiger Höhlen (die gelegentlich von Touristen als Lagerplatz genutzt werden) fanden wir zahlreiche Spuren der Ureinwohner Gomeras, der sog. 'Guanchen'. Daraufhin gruben wir in einer Höhle einen Quadratmeter Grundfläche aus, wobei wir auf alte Feuerstellen mit Holzkohle, Tonscherben und tierischen und pflanzlichen Nahrungsresten stießen. Unter diesem Material befinden sich auch einige Knochen von *Gallotia simonyi*, die den ersten greifbaren Beleg für ihr Vorkommen auf Gomera noch in historischer Zeit darstellen. Über das gesamte Fundmaterial wird gegebenenfalls später berichtet werden. Es liegen inzwischen Datierungen vor, die vom Analysenlabor (Dr. J. Freundlich) des Instituts für Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln vorgenommen wurden. Eine Probe aus Ziegenknochen wurde auf 510±50 Jahre B. P. (Before Present, festgelegt auf das Jahr 1950) datiert, eine weitere Probe aus *Patella*-Schalen auf 470±55 Jahre B. P. Die Höhlenfauna stammt also aus dem 15. Jahrhundert.

T0: Tenerife; Puerto de la Cruz; Holotypus und Paratypenserie von *Lacerta goliath* Mertens, 1942. Aufbewahrt in der Herpetologischen Abteilung des Senckenberg-Museums Frankfurt a. M. (SMF 36068—36075); Belegmaterial zu Mertens (1942), der als Fundort nur 'Teneriffa, Kanaren' angab, später aber das Etikett des Typus mit dem Zusatz 'Valle de Güimar' versah. Jedoch ist Bravo (1953: 26), der dieses Material sammelte, zu entnehmen, daß die Knochen von zwei verschiedenen Fundstellen in der Nähe von Puerto de la Cruz stammen; der größere Teil stammt aus Bravo's Fundstelle No. 1, der kleinere Teil (wohl die zweite Sendung, die Mertens erhielt) aus der Fundstelle No.2, der klassischen Lokalität 'Acantilado de Martianez', aus der die Reste von *Lacerta maxima* Bravo, 1953 geborgen wurden. Fundort No. 1 (Puerto de la Cruz), der als Locus typicus für *Lacerta goliath* gelten kann, ist nach Bravo (1953: 27, frei übersetzt) „an einer alten Küstenlinie gelegen, die heute gut 500 m vom Meer entfernt ist und von einer 32 m mächtigen Schicht aus vulkanischem und aus Schwemm-Material überdeckt ist".

T1: Tenerife; Costa de El Draguillo, Anaga; coll. R. Hutterer & S. Lenné, 1984. Alle Funde stammen aus vulkanischen Ablagerungen unterhalb des Dorfes Draguillo.

T2: Tenerife; San Andres; coll. R. Hutterer, 1984. Wenige Knochen wurden in Hangschutt am südlichen Abhang des Anaga-Gebirges gefunden.

T3: Tenerife; Malpais de Güimar; coll. R. Hutterer & S. Lenné, 1984. Am Rande des unwirtlichen Lavafeldes fanden wir einen kleinen, durch Planierarbeiten entstandenen Aufschluß, in dem zahlreiche Gastropodenschalen, Reste von Wirbeltieren, Seeigeln, Muscheln und Pflanzensamen auf kleinstem Raum in einem Asche/Tuff-Gemisch eingebettet waren. In unmittelbarer Nähe wurden auch Keramikscherben gefunden, die auf die Guanchen als Urheber dieser 'Abfallgrube' hinweisen. Nach der Zusammensetzung der Fauna (*Rattus* und *Mus* sind vertreten) und dem Erhaltungszustand der Gastropodenschalen (Groh, mündl. Mitt.) stammen die Reste aus relativ junger Zeit. Überraschenderweise sind Kiefer von *Gallotia goliath* und *G. simonyi* darunter!

H3: El Hierro; Playa de la Arena; coll. W. Bischoff, H.-K. Nettmann & S. Rykena, 1978; Belegmaterial (*G. simonyi*, *G. galloti*) zur Arbeit von Böhme et al. (1981), aufbewahrt in der Herpetologischen Abteilung des Museums Alexander Koenig, Bonn. Für diese Fundstelle liegen Datierungen vor: 1020 ± 95 Jahre B. P. (Böhme et al. 1981) und 1220 ± 90 Jahre B. P. (Franz 1980). Die Eidechsenreste, die im Verband mit Resten anthropogener Herkunft gefunden wurden, stammen merkwürdigerweise überwiegend von juvenilen und halbwüchsigen Tieren. Von *G. simonyi* sind gar keine Reste adulter Tiere vertreten. Aus diesem Grund wurde dieses Material zwar für zahnmorphologische Studien (Abb. 4), nicht aber für metrische Vergleiche herangezogen.

H4: El Hierro; Guinea; aus einem beim Straßenbau angeschnittenen Conchero der Ureinwohner, undatiert; coll. W. & G. Bings, und R. Hutterer & S. Lenné, 1982 (siehe dazu den Bericht von W. Bings in diesem Heft). Diese umfangreiche Sammlung (140 Knochen meist adulter *G. simonyi*) wurde als Standard für die Nominatform von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) verwendet. Eine repräsentative Serie dieser Knochen befindet sich in den Sammlungen des Museums Koenig.

Belegmaterial von Gomera einschließlich der Holo- und Paratypen der in dieser Arbeit neu beschriebenen Formen wurde im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (= ZFMK), Bonn, hinterlegt. Der größte Teil der von uns gesammelten Gastropoden wurde dem Senckenberg-Museum Frankfurt überlassen.

Für die Zeichnungen und Detailuntersuchungen der Knochen verwendete ich ein Wild Binokular mit Zeichenspiegel, für Messungen eine auf 0.1 mm genaue Schieblehre, für kleinere Meßstrecken ein Meßokular. Es wurden 20 verschiedene Maße genommen, von denen einige in den Tabellen 2—5 aufgeführt sind. Gemessen wurde jeweils die kürzeste direkte Verbindungslinie zwischen zwei Meßpunkten. Als Länge oder Breite bezeichnete Maße geben immer die größte meßbare Entfernung wieder; dies gilt besonders für die Breite des Parietale, die von mir posterior gemessen wurde und nicht anterior, wie von Garcia Cruz (in Martín Esquivel 1982: 62) vorgeschlagen. Im übrigen stimmen seine Meßstrecken mit den meinigen überein.

Tabelle 1: Anzahl untersuchter Knochenreste von den verschiedenen Fundstellen auf Gomera, Tenerife und Hierro. In Klammern ist die Mindestanzahl von Eidechsenindividuen in einer Stichprobe angegeben.

Lokalität	*G. goliath*	*G. simonyi*	*G. galloti*	Summen
G1	86 (12)	121 (6)	10 (4)	217
G2	1 (1)	0	1 (1)	2
G3	15 (3)	14 (2)	0	29
G4	3 (1)	0	0	3
G10	0	5 (2)	0	5
T0	36 (4)	0	0	36
T1	8 (1)	10 (2)	5 (1)	23
T2	68 (1)	0	0	68
T3	3 (2)	39 (3)	159 (11)	201
H3	0	107 (9)	276 (49)	383
H4	0	140 (15)	2 (1)	142
Summen	220 (25)	436 (39)	453 (67)	1 109

Zur Orientierung über die Geologie Gomeras verwendete ich hauptsächlich die Werke von Gagel (1926), Bravo (1964) und Klug (1968).

Osteologische Merkmale der Kanareneidechsen

Lacerta oder *Gallotia?*

Die rezenten Eidechsen der Kanarischen Inseln werden seit Arnold (1973) mehr oder weniger einhellig in ein endemisches Genus *Gallotia* gestellt. Argumente dafür wurden zuletzt von Böhme & Zammit-Maempel (1982) aufgelistet. Seither durchgeführte serologische (Lutz & Mayer 1984) und karyologische (Cano et al. 1984) Untersuchungen an einigen der rezenten Arten sprechen ebenfalls für ein separates Genus. Von den bekannten Gattungsmerkmalen ist nur eines an osteologischen Resten überprüfbar, nämlich der Bau autotomierfähiger Schwanzwirbel, wie er von Arnold (1973) unter der Bezeichnung 'Pattern C' beschrieben worden ist. Diese Wirbel besitzen zwei Paar transversaler Fortsätze, von denen die vorderen deutlich kürzer sind. Mit Hilfe dieses Merkmales ließe sich überprüfen, ob die ausgestorbenen Arten *Lacerta goliath* und *L. maxima* zur selben Gattung gehören wie die kleineren rezenten Arten oder nicht. Glücklicherweise förderten unsere Grabungen auf Gomera einen großen Wirbel aus der kritischen Schwanzregion ans Tageslicht, der auf *L. goliath* bezogen werden kann. Dieser Wirbel (Abb. 2) weist exakt das für die rezenten Vertreter charakteristische 'Pattern C' auf. Danach können wir also mit Grund die ausgestorbenen Riesenformen als zur Gattung *Gallotia* zugehörig und damit als Bestandteil einer einzigen Evolutionslinie betrachten.

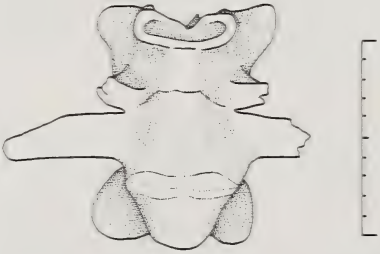


Abb. 2: Schwanzwirbel von *Gallotia goliath* (G1) mit je zwei transversalen Fortsätzen, die eines der Gattungsmerkmale für *Gallotia* sind. Maßstab: 10 mm.

Zur Unterscheidung der Arten

Für die Klärung dieses Problems ist bisher wenig Vorarbeit geleistet worden. Merkmale wurden meist im Rahmen von Einzelbeschreibungen mitgeteilt; eine Behandlung mehrerer Arten liegt nur von Siebenrock (1894) vor. Im Folgenden werden die osteologischen Merkmale genannt, die sich bei der Bearbeitung des Fundgutes bewährt haben. Für die Beurteilung der rezenten Arten wurden die angeführten Skelette sowie Literaturbeschreibungen herangezogen. Es werden sechs Arten unterschieden.

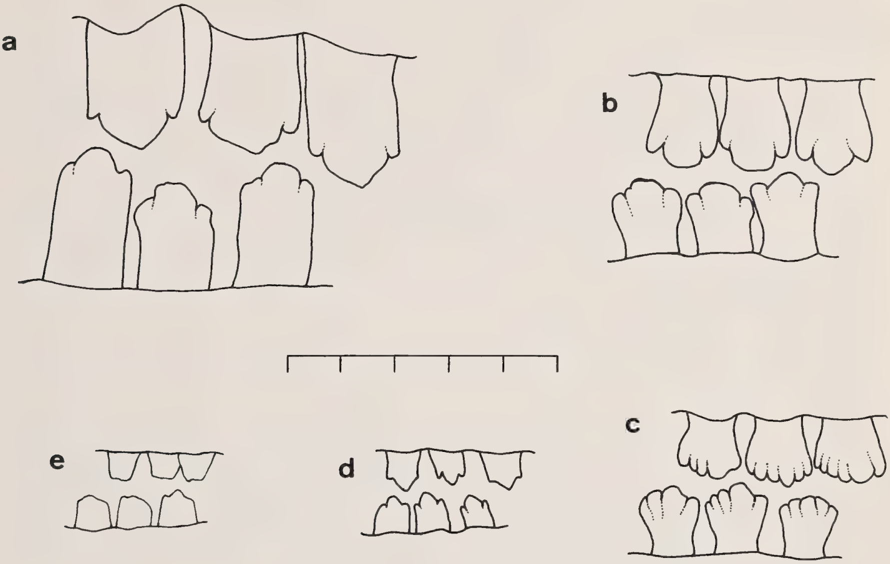


Abb. 3: Ober- und Unterkieferzähne aus dem mittleren Bereich des Gebisses von (a) *Gallotia goliath* (T0), (b) *G. simonyi* (H4), (c) *G. stehlini* (Gran Canaria, rezent), (d) *G. galloti* (Gomera, rezent), (e) *G. atlantica* (Lanzarote, rezent). Maßstab: 5 mm.

Zahnmorphologie: Die Form der Zähne im Ober- und Unterkiefer ist in gewissen Grenzen konstant und charakteristisch für die einzelnen Arten. Das Gebiß ist bei allen Arten in gleicher Weise ausgebildet und zeigt Anklänge an eine Heterodontie. Die Prämaxillarzähne und die vorderen Dentalzähne sind klein und spitz, meist unicuspid, gelegentlich bicuspid. Darauf folgen im Maxillare ein oder zwei große unicuspide Zähne, die ich als caniniform bezeichnen würde, da sie funktionell sicher einem Eckzahn gleichzusetzen sind. Diese mächtigen Zähne (vgl. Abb. 13) können auf ihrer Vorderkante einen winzigen Nebenhöcker tragen. Die darauf folgenden Zähne sind im Ober- und Unterkiefer sehr gleichförmig ausgebildet und können als molariform bezeichnet werden. Diese Zähne eignen sich am besten für einen Artvergleich. Die in Abb. 3 gezeigten Zähne stammen alle aus diesem Bereich des Gebisses.

Die Zähne von *Gallotia goliath* zeichen sich durch eine säulenförmige Gestalt aus, d. h., die Breite der Zahnsäule verändert sich von der Basis bis zur Spitze wenig. Die lateralen Nebenhöcker sind klein und nur durch schwache Einkerbungen vom Haupthöcker getrennt. In einem Fall (Gomera, G3) wurden aber im posterioren Bereich des Maxillare zusätzliche Höcker beobachtet (s. u.).

Die Maxillarzähne von *G. maxima* sind nach Bravo (1953) ebenfalls tricuspid und maximal 7.8 mm lang, und damit deutlich länger als die von *G. goliath*. Die Dentalzähne sind bei *G. goliath* in allen Fällen tricuspid. Für die Dentalzähne (maxilar inferior) gibt Bravo (1953) sechs Spitzen (seis puntas) an, was zu Estes' (1983) irrtümlicher Angabe 'six-cusped' für die Maxillarzähne geführt haben mag. Nach meinen Erfahrungen erscheint mir Bravo's Angabe äußerst unwahrscheinlich, zumindest erscheint es zweifelhaft, ob die von ihm erwähnten Ober- und Unterkiefer zur gleichen Art gehören. Eine erneute Untersuchung des Originalmaterials von *L. maxima* erscheint dringend geboten.

Die für *G. goliath* beschriebene Zahnform wiederholt sich im Kleinen bei *G. galloti* und *G. atlantica*. Auch hier sind die lateralen Nebenhöcker sehr schwach ausgebildet, manchmal fehlen sie auch ganz oder verschwinden in Folge der Zahnabrasion.

Die mittelgroßen Arten *G. simonyi* und *G. stehlini* weichen von den anderen Arten darin ab, daß sich ihre Zähne zur Basis hin verjüngen; die Zähne scheinen weit auseinander zu stehen, obwohl sie sich mit ihren Spitzen fast berühren (Abb. 3). Ober- und Unterkieferzähne von *Gallotia simonyi* haben drei Spitzen, nur selten treten vier auf. Der mittlere Zahnhöcker ist bei wenig abgenutzten Zähnen lanzettförmig zugespitzt, die beiden Nebenhöcker sind groß und nehmen fast ein Drittel der Zahnkrone ein. Meist sind sie durch tiefe Einkerbungen vom Haupthöcker getrennt. Diese charakteristische Zahnform wurde bereits von Boulenger (1891) erwähnt und abgebildet.

Gallotia stehlini unterscheidet sich von *G. simonyi* durch eine höhere Zahl von Zahnhöckern. Im Oberkiefer sind es 5—6, im Unterkiefer 4—5. Die Höcker sind mehr oder weniger gleichmäßig über die Zahnkrone verteilt, so daß eine Einteilung in Haupt- und Nebenhöcker nicht mehr möglich ist. Auf Siebenrocks (1894) Abbildung von *G. stehlini* (dort als *L. simonyi* geführt) ist das deutlich zu erkennen.

Bei genauer Betrachtung lassen sich also die Zähne von *Gallotia goliath*, *G. simonyi*, *G. stehlini* und *G. galloti* ohne Schwierigkeiten unterscheiden. Schwierig oder gar unmöglich ist die Unterscheidung von *goliath/maxima* und *galloti/atlantica*. Zu klären bleibt noch die Frage, ob die Zahnform sich während der Ontogenese ändert oder ob sie konstant bleibt. Für *Lacerta viridis* hat Roček (1980) dieses Problem untersucht, mit dem Ergebnis, daß die Zahnform bei dieser Art nicht durch das Alter beeinflußt wird, von Abrasionserscheinungen abgesehen. Ich testete diese Frage an einer größeren Zahl juveniler Kiefer von *Gallotia galloti* und *G. simonyi* aus einer ca. 1000 Jahre alten Fundschicht von Hierro (H3, vgl. Böhme et al. 1981) im Vergleich zu adulten Kiefern aus der Fundstelle H4. Abb. 4 zeigt das Ergebnis und bestätigt Roček (1980). Die deutlich tricuspide Zahnform wird bei *G. simonyi* schon bei den jüngsten erhaltungsfähigen Stadien angelegt und bleibt so bis ins hohe Alter, während alle Stadien von *G. galloti* kegelförmige Zähne mit nur kleinen Nebenhöckern aufweisen. Damit war es leicht möglich, alle Kieferfragmente aus der Funstelle H3 artlich zuzuordnen: 13 Maxillaria, 32 Dentalia von *G. simonyi* und 31 Maxillaria, 97 Dentalia von *G. galloti.*

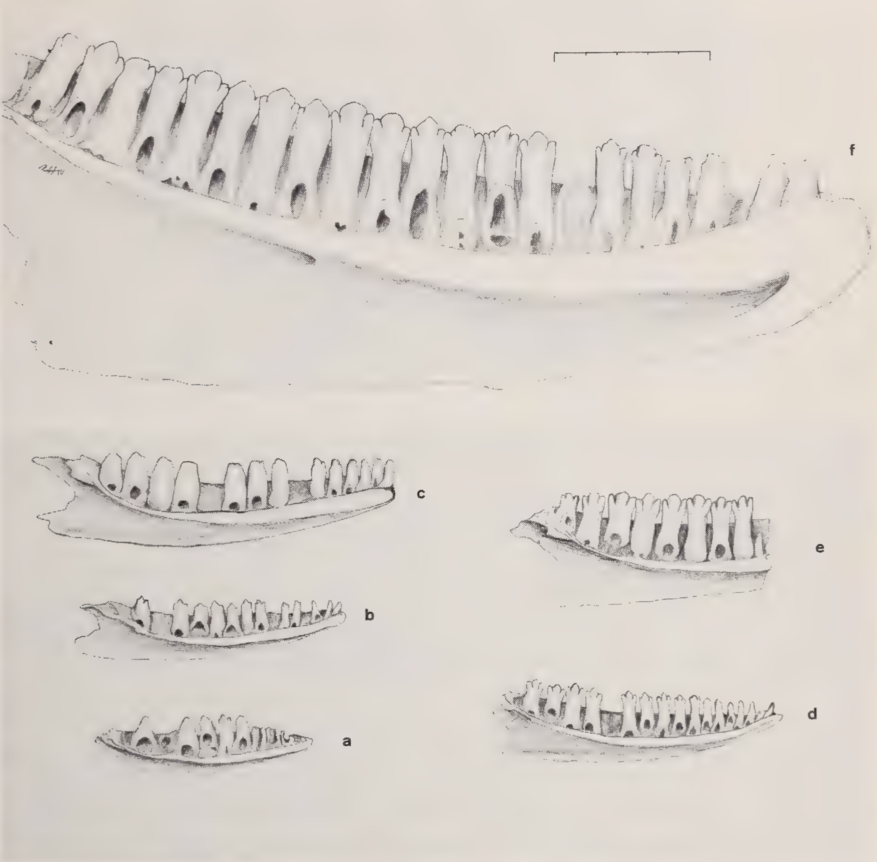


Abb. 4: Dentalia unterschiedlicher Größe von *Gallotia galloti* (a, b, c) und *G. simonyi* (d, e, f) demonstrieren die weitgehende Konstanz der Zahnform in der Ontogenese. Gezeichnet nach Material von Hierro (H3: a—e, H4: f). Maßstab: 5 mm.

Parietale: Das Parietale weist einige strukturelle, größenunabhängige Besonderheiten auf, die sich für eine Bestimmung der Arten eignen. Das in der Literatur so wichtig erachtete Merkmal 'Parietalforamen vorhanden oder fehlend' spielt dabei keine Rolle, da es offenbar auf einem Irrtum beruht. Das Parietale aus der Typenserie von *G. goliath* (Abb. 14) ist außen mit Sediment verkrustet und läßt deshalb ein Foramen nicht sicher erkennen. Spätere Funde von *G. goliath* auf Tenerife und jetzt auf Gomera zeigen alle ein Parietalforamen. Als Merkmal, insbesondere zur Unterscheidung von *G. goliath* und *G. maxima*, scheint es daher keinen diagnostischen Wert zu besitzen.

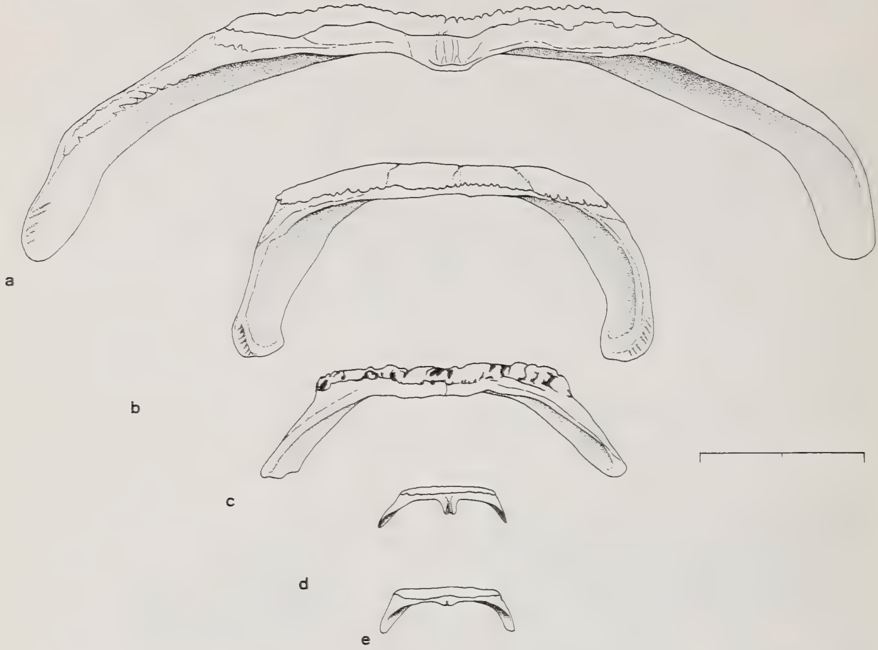


Abb. 5: Parietale mit Parietalfortsätzen von (a) *Gallotia goliath*, (b) *G. stehlini*, (c) *G. simonyi*, (d) *G. galloti*, (e) *G. atlantica*. Maßstab: 10 mm.

Charakteristisch sind die Fortsätze des Parietale (Processus parietalis), die den hinteren Abschluß des Schädeldaches bilden (Abb. 5). Bei *Gallotia galloti*, *G. atlantica* und *G. simonyi* sind diese Fortsätze relativ kurz (etwa½ der größten Breite des Pariealschildes) und geradlinig abgewinkelt, so daß das Parietale einem Schemel ähnlich sieht. Bei *G. stehlini* sind diese Fortsätze länger und bogenförmig gebaut, und die Endstücke sind abgerundet und mit deutlich erkennbaren Muskelansatzstellen versehen. Bei *G. goliath* sind die Fortsätze stark verlängert, weit ausladend und ebenfalls abgerundet (Abb. 5). Das Parietale der beiden letztgenannten Arten hat mehr das Aussehen eines Kamelsattels. Diese Merkmale eignen sich ausgezeichnet zur Bestimmung der Arten, zumal sie vollkommen konstant zu sein scheinen. So haben z. B. alle von mir untersuchten Parietalia von *Gallotia simonyi* (11 Ex.) und *G. goliath* (10 Ex.) die in der Abbildung gezeigte Form.

Cranium: Entsprechend der weit ausladenden Form des Parietale von *G. goliath* ist deren Hirnschädel mit langen lateralen Fortsätzen versehen, die zur Verankerung dienen. Diese Fortsätze (Abb. 6) sind bei den anderen Arten viel kürzer. Sie eignen sich somit zur Trennung von *G. goliath* und *G. simonyi*.

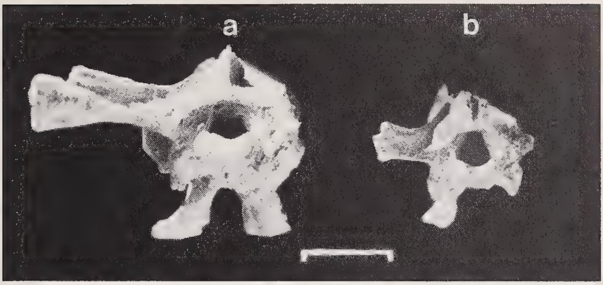


Abb. 6: Ansicht von posterior auf ein Cranium von (a) *Gallotia goliath* (G1) und (b) *G. simonyi* (G1). Maßstab: 10 mm.

Pterygoid: Das Pterygoid ist mit kleinen Zähnen besetzt, deren Anzahl und Anordnung variiert. Dieses Merkmal wurde bereits von Mertens (1942) und Bravo (1953) taxonomisch genutzt. Gasc (1971) erwähnt seine hohe Variabilität bei *Lacerta lepida* und billigt dem Merkmal aus diesem Grund keine Bedeutung zu. Meine eigenen Beobachtungen bestätigen dagegen Mertens (1942) und Bravo (1953); die Zahl und Anordnung der Pterygoidzähnchen ist bei den Kanareneidechsen recht konstant innerhalb der Arten, variiert aber von Art zu Art. Damit ist dieses Merkmal für die osteologische Unterscheidung auch von Pterygoidbruchstücken ideal. Abb. 7 zeigt die Pterygoidbezahnung verschiedener, mir zugänglicher Arten (und Unterarten). Das Bild für *G. maxima* wurde aus Bravo (1953) im gleichen Maßstab wie die übrigen Teilabbildungen kopiert. Es zeigt die enorm große Ausdehnung des Zahnfeldes mit 50—60 Zähnchen, die von keiner anderen Art erreicht wird. Bei *G. goliath* von Tenerife ist das Zahnfeld V-förmig angeordnet und mit 18 Zähnchen besetzt. Das von Marrero Rodriguez & Garcia Cruz (1978: 173, Fig. 3,1) abgebildete Pterygoid aus der Cueva del Viento, Tenerife, stimmt völlig damit überein und weist die dort '*L. maxima*' genannten Funde als zu *G. goliath* gehörig aus (wie auch die Abmessungen der anderen abgebildeten Knochen). Auch Gasc (1971) lag ein Pterygoid von Tenerife vor, das mit der von Mertens (1942) gegebenen Beschreibung übereinstimmte. Bei zwei Pterygoidbruchstücken von Gomera mit erhaltener Bezahnung besteht das Zahnfeld dagegen aus nur einer Reihe mit nur 5—6 Zähnchen, weshalb die Form von Gomera als (sub)spezifisch verschieden betrachtet wird (s. u.).

Bei *G. stehlini* sind die Zähnchen, wie bereits Siebenrock (1894) feststellte, in mehreren Reihen zu einer Insel gruppiert. Bei dem mir vorliegenden Schädel zählte ich 18 deutlich sichtbare Zähnchen, die in 4—5 Reihen angeordnet sind (Abb. 7). Diese Verhältnisse lassen sich am ehesten mit denen bei *G. maxima* vergleichen.

Bei *G. simonyi* ist, entgegen Mertens (1942), der seine Angaben von Siebenrock (1894, für *G. stehlini*) übernahm, nur eine einzige Reihe von 6—8 Zähnchen vorhanden, die linear angeordnet sind. Es standen 19 Exemplare zur Verfügung. Bei *G. simonyi* bestehen keine Unterschiede in der Pterygoidbezahnung zwischen den Formen von Hierro und Gomera. Von Tenerife stand kein Material zur Verfügung.

Gallotia galloti und *G. atlantica* haben nur wenige Pterygoidzähnchen, die wie bei *G. simonyi* linear angeordnet sind. Ihre Kleinheit unterscheidet sie leicht von den größeren Arten.

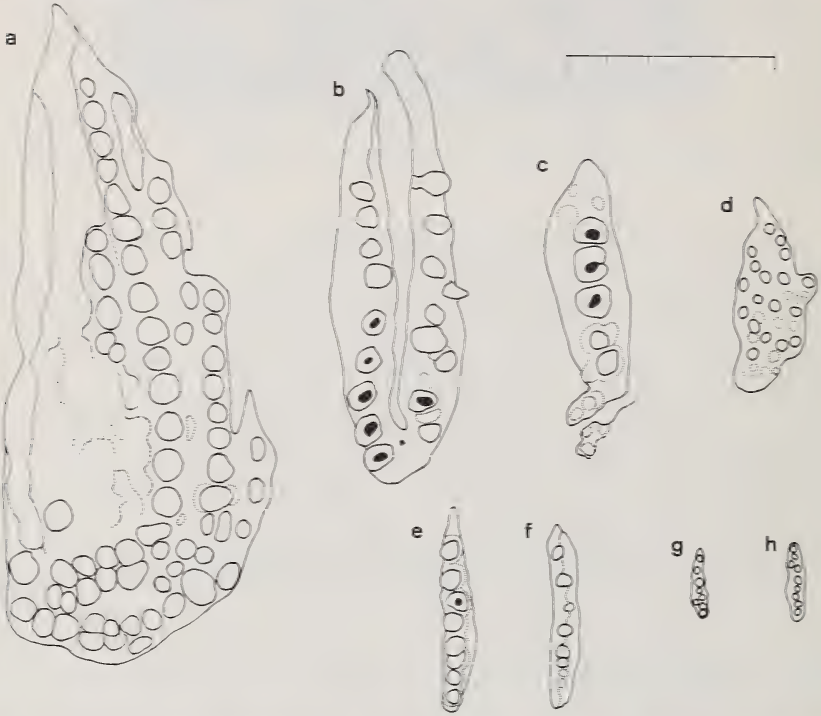


Abb. 7: Zahnfeld und Pterygoidzähne von (a) *Gallotia maxima* (aus Bravo 1953: Fig. 14), (b) *Gallotia goliath* (Paratypus, T0), (c) *G. goliath bravoana* (G1), (d) *G. stehlini* (rezent), (e) *G. simonyi* (H4), (f) *G. simonyi gomerana* (G1), (g) *G. galloti gomerae* (rezent), (h) *G. atlantica* (rezent). Maßstab: 5 mm.

Humerus und Femur: Strukturelle Unterschiede konnten nicht festgestellt werden, beide Langknochen unterscheiden sich in der Größe (Abb. 8, 9). Damit ist es relativ leicht möglich, die drei Größengruppen *goliath/maxima*, *simonyi/stehlini* und *galloti/atlantica* zu trennen. Für eine feinere Auswertung stand mir nicht ausreichend Material zur Verfügung.

Scapula und Pelvis (Abb.10): Von diesen Knochen standen nur wenige zur Verfügung. Im wesentlichen gilt das gleiche wie für die Langknochen: es lassen sich drei Größenklassen ohne Mühe unterscheiden, eine feinere Unterscheidung innerhalb der Größenklassen gelang nicht. *Gallotia simonyi* und *G. stehlini* stimmen in dieser Hinsicht vollkommen überein. Da die schlanken Fortsätze beider

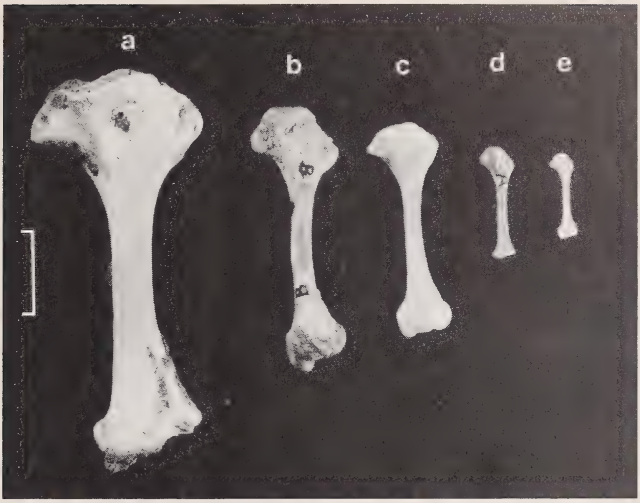


Abb. 8: Humerus von (a) *Gallotia goliath* (T0), (b) *G. simonyi* (G1), (c) *G. stehlini* (rezent), (d) *G. galloti* (G1), (e) *G. galloti gomerae* (rezent). Maßstab: 10 mm.

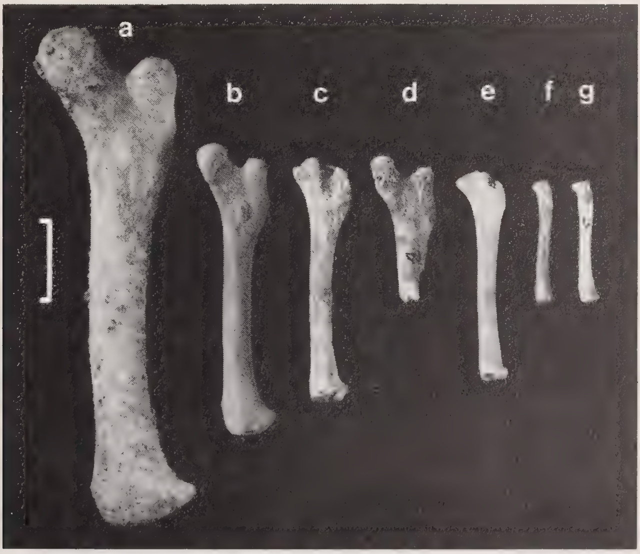


Abb. 9: Femur von (a) *Gallotia goliath* (T0), (b) *G. simonyi* (H4), (c, d) *G. simonyi* (G1), (e) *G. simonyi* (G10), (f, g) *G. galloti* (G1). Maßstab: 10 mm.

Knochen bei dem Fossilmaterial meist abgebrochen sind, wurde der Längs- und Querdurchmesser der Gelenkpfannen als Maß genommen. Diese betragen z. B. für eine Scapula von *G. goliath* (G1) 8.1 x 5.5 mm, *G. simonyi* (G1) 4.5 x 3.1

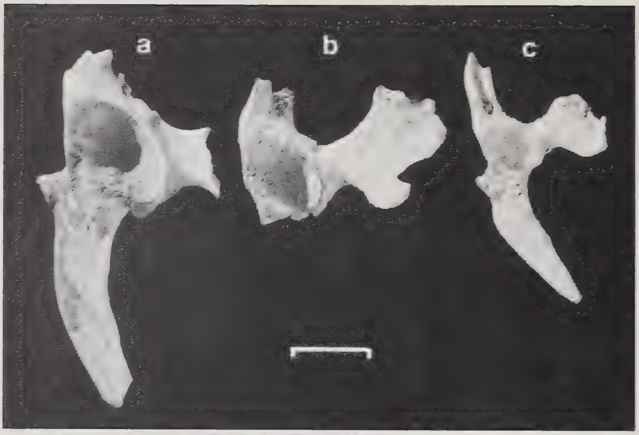


Abb. 10: Pelvis von (a) *Gallotia goliath* (T0), (b) *G. goliath bravoana* (G1), (c) *G. simonyi gomerana* (G1). Maßstab: 10 mm.

mm, *G. galloti* (G, rezent) 2.2 x 0.8 mm, und eine Pelvis von *G. goliath* (T0) 13.3 x 10.8 mm, (G1) 11.9 x 9.5 mm, *G. simonyi* (G1) 8.3 x 5.6 mm und *G. galloti* (G, rezent) 3.1 x 1.9 mm.

Andere Schädel- und Skelettknochen lassen sich ebenfalls der Größe nach zuordnen, doch tragen sie keine artspezifischen Merkmale, soweit sich das nach dem mir vorliegenden Material beurteilen läßt.

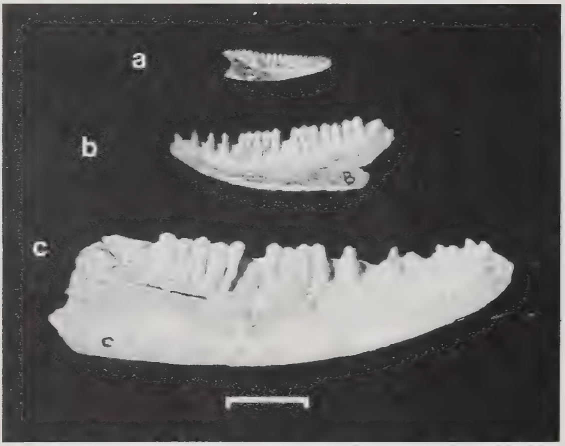


Abb. 11: Dentale von (a) *Gallotia galloti,* (b) *G. simonyi gomerana* subsp. n. (Holotypus) und (c) *G. goliath bravoana* subsp. n. aus der Fundstelle G1. Maßstab: 10 mm.

Beschreibung des Fundmaterials von Gomera

Die Fundstellen im Barranco de Chinguarime belegen das gleichzeitige Vorkommen von drei Eidechsenarten (Abb. 11) vermutlich im Jung-Pleistozän und das Vorkommen von zwei Arten in historischer Zeit. Die hier erstmals nachgewiesene Rieseneidechse weist Gemeinsamkeiten mit der bekannten *Gallotia goliath* von Tenerife auf, unterscheidet sich aber auch in einem wesentlichen Merkmal und soll deshalb als separate Inselform beschrieben werden.

Gallotia goliath bravoana subsp. n.

Diagnose: Eine Rieseneidechse mit nur einer Reihe von 5—6 Pterygoidzähnchen, maximal 24 Maxillar- und 26 Dentalzähnen. Gesamtlänge kleiner als bei *G. goliath* von Tenerife. Parietalforamen offen.
Holotypus: Das in Abb. 12 wiedergegebene Maxillare und zugehörige Dentale, coll. R. Hutterer & S. Lenné, Juli/August 1982; Feldbezeichnung A/G1; deponiert in der Herpetologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig, Bonn, No. ZFMK 42392.
Typuslokalität: Barranco de Chinguarime (28°01'10"N, 17°10'10"W), La Gomera, Kanarische Inseln (Abb. 1).
Stratum typicum: Vermutlich Jung-Pleistozän.
Etymologie: Die neue Form ist Herrn Dr. Telesforo Bravo, Tenerife, in Anerkennung seiner großen Verdienste um die Erforschung der Geologie und Paläontologie der Kanarischen Inseln gewidmet.
Beschreibung des Holotypus: Beide Kiefer und das weiter unten aufgeführte Material stammen aus einer braungrauen, stark verfestigten Schicht, aus der es herausgesiebt wurde. Ein Teil der Matrix haftet den Knochen noch an. Das Maxillare ist 41.7 mm lang, die Crista dentalis 37.8 mm, die Gesamthöhe 17.2 mm. Der Kiefer trägt 21 Zähne, von denen der fünfte und längste 5.8 mm

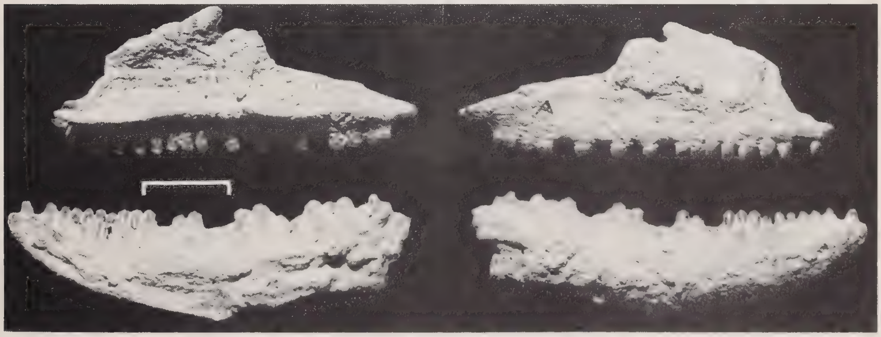


Abb. 12: Holotypus (Maxillare und Dentale) von *Gallotia goliath bravoana* subsp. n. aus der Fundstelle G1. Maßstab: 10 mm.

mißt. Die Zähne sind tricuspid, wobei die lateralen Nebenhöcker nur schwach ausgebildet sind. Das Dentale ist an seinem Ende beschädigt, das Zahnbett ist aber vollständig; es mißt 40.1 mm und trägt 25 Zähne.

Weiteres Material: In unmittelbarem Zusammenhang mit dem Holotypus wurde folgendes Material geborgen, das zum Teil vom selben Individuum stammen dürfte. Es sind aber Reste von mindestens drei Individuen vertreten: zwei Prämaxillaria, zwei Opercularia, ein Angulare, ein kleines und ein großes Postfrontale (Abb. 15), vier Fragmente des Parietale, darunter eines mit deutlich erkennbarem Foramen (Abb. 14), ein großes und ein kleineres Quadratum, zwei Fragmente eines Pterygoids mit nur einer Reihe von je 5 und 6 Zähnchen, das größere davon (Abb. 7) entspricht in seinen Dimensionen dem von Mertens (1942) abgebildeten Pterygoid, eine Scapula und zwei Pelvisfragmente (Abb. 10), 15 Wirbel, darunter der in Abb. 2 gezeigte Kaudalwirbel, 9 Rippenstücke und zwei kleine Extremitätenknochen. Das bisher aufgeführte Material gilt als Paratypenserie (ZFMK 42393—42398).

Zehn bis dreißig Meter nördlich des ersten Aufschlusses gewannen wir weitere Knochen durch Ablesen der Wände und durch Aussieben. Die wichtigsten Funde sind: ein großer, zerbrochener Unterkiefer, der in vier Teilen (Dentale, Coronoid, Articulare, Angulare/Supraangulare), die etwa drei Meter weit auseinander lagen, aufgefunden wurde (Abb. 11), ein vollständiges Prämaxillare mit 9 Zähnen, zwei Jugalia, die hintere Hälfte eines Parietale (Abb. 5), ein fast komplettes Cranium (Abb. 6), ferner Wirbel, Rippen, verschiedene Skelettknochen, Bruchstücke von Frontale, Postfrontale, Pterygoid u. a. Bemerkenswert sind ferner vier kleine, stark beschädigte Dentalia mit größtenteils herausgefallenen Zähnen, nur bei den beiden kleinsten Dentalia sind einige kurze, aber

Tabelle 2: Maße von *Gallotia goliath* und *G. maxima* (Min.-Max.); L = Länge, B = Breite; Maße in mm.

Maß	*G. maxima* (Bravo 1953)	*G. g. goliath* (Mertens 1942)	*G. g. bravoana* (G1—4)
Prämaxillarzähne	11—12	—	9
L. Maxillare	64.0	55.3	41.7—52.9
Maxillarzähne	33	28	21—24
Längster Maxillarzahn	7.8	5.8	5.8—6.4
L. Dentale	—	—	45.8—57.4
Dentalzähne	—	—	25—26
L. Postfrontale	55.1	42.2	23.2—31.9
L. Parietale	53.0	32.7	33.1
B. Parietale	—	22.0	18.8—23.7
L. Jugale	41.4	—	29.1
L. Pterygoid	61.2	42.0	—
Pterygoidzähne	+50	18	5—6
L. Quadratum	22.5	—	15.3—21.5
B. Quadratum	17.5	—	10.5—15.6
L. Humerus	61.3	47.5 (a)	—
L. Femur	76.3	62.0	—

(a) eigene Messung am Paratypus SMF 36074

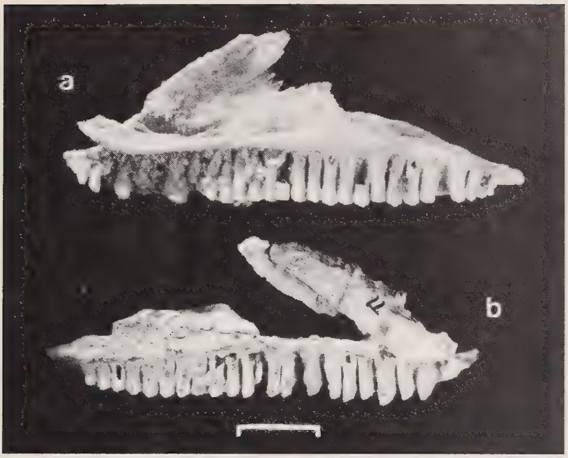


Abb. 13: Maxillare von (a) *Gallotia goliath goliath* (Holotypus) und (b) *Gallotia goliath bravoana* (G3). Maßstab: 10 mm.

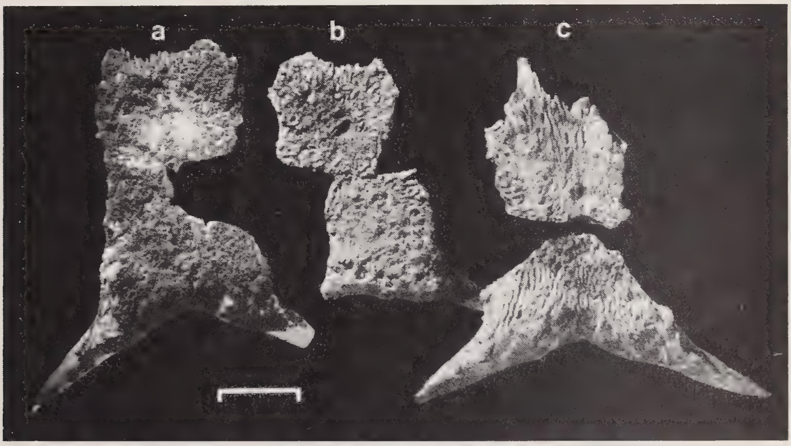


Abb. 14: Parietale von (a) *Gallotia goliath* (T0, Paratypus), und (b, c) *G. goliath bravoana* (G4, G1). Maßstab: 10 mm. Beachte die Parietalforamen.

relativ breite kegelförmige Zähnchen erhalten. Ihre Form stimmt weder mit *G. galloti* noch mit *G. simonyi* überein, weshalb ich sie für Reste juveniler *G. goliath* halte; dafür spricht auch die starke Zerstörung der Zähne und des Knochens.

Die Reste von *Gallotia goliath* aus dem Barranco de Santiago (Fundort G3) sind stark zertrümmert, zum Teil auch noch von Tuffbreccie umhüllt. Ein aus zehn Einzeltrümmern zusammengesetztes Maxillare (Abb. 13) ist mit 52.9 mm Gesamtlänge das größte bisher auf Gomera gefundene und damit immer noch kleiner als der Holotypus von *G. g. goliath*. Der fünfte und längste Oberkiefer-zahn ist 6.4 mm lang. Die Maxillarzähne 15 bis 18 weisen Ansätze einer vierten, Zahn 17 sogar einer fünften Zacke auf, die durch seitliche Einsenkungen des Zahnschmelzes hervorgerufen werden. Das Bild ähnelt in dieser Hinsicht den Verhältnissen bei *G. stehlini*. Ein weiteres Maxillarfragment und ein Postfrontale sind noch von Breccie umgeben. Vorhanden sind außerdem zwei Wirbel, ein drittes Maxillarbruchstück sowie Bruchstücke eines Pterygoides, von Rippen und Extremitäten.

Eine vom letzten Fundort nur wenige hundert Meter entfernte Erosionsrinne (Fundort G4) enthielt ein Quadratum, ein Parietale mit gut sichtbarem Foramen (Abb. 14) und ein Wirbelbruchstück.

Vom Barranco de Machal (Fundort G2) liegt nur ein Rippenfragment vor.

Diskussion: Tabelle 2 vergleicht einige Maße und Zahnzahlen von *G. goliath bravoana* subsp. n. mit denen von *G. g. goliath* und *G. maxima*. Es wird deutlich, daß die Reste von Gomera *goliath* näher stehen als *maxima*. Zugleich sind aber auch Unterschiede zu erkennen. Die Knochen von Gomera sind durchweg kleiner als die von Tenerife. Geringer ist auch die Anzahl der Maxillarzähne, obwohl der große Kiefer aus dem Barranco de Santiago sich im Alter kaum vom Holotypus von *G. goliath* (Abb. 13) unterscheiden dürfte. Der wesentliche Unterschied von *bravoana* zu *goliath* liegt in der Zahl der Pterygoidzähne (Abb. 7); 5—6 in einer Reihe bei *bravoana*, gegenüber 18 in zwei Reihen bei *goliath* und 50—60 in 4—5 Reihen bei *maxima*! Diese Unterschiede sind so groß, daß *bravoana* möglicherweise sogar eine eigene Art darstellt. Wegen der guten Übereinstimmung des Fundmaterials mit dem Holotypus von *goliath* (Mertens 1942) und weiteren Materials von Tenerife (Marrero Rodriguez & Garcia Cruz 1978; Martín Esquivel 1982) ziehe ich es aber vor, die Rieseneidechse von Gomera als Unterart von *G. goliath* zu beschreiben, zumal es sich hier um allopatrische Populationen handelt.

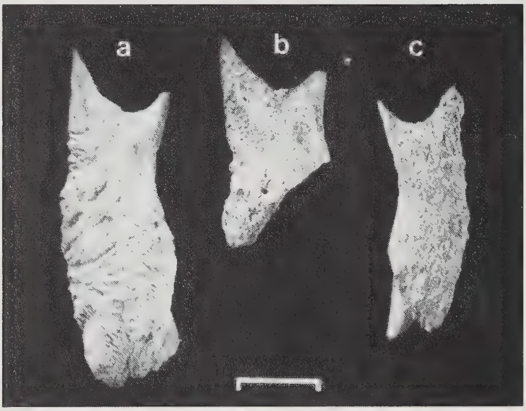


Abb. 15: Postfrontale von (a) *Gallotia goliath* (T0, Paratypus) und (b, c) *G. goliath bravoana* (G1). Maßstab: 10 mm.

Unter Zugrundelegung eines vollständigen Schädels von *Gallotia stehlini* (Größte Länge 59 mm) errechnete ich aus den Knochenresten von *Gallotia goliath bravoana* eine ungefähre Schädellänge von 95 mm. Dem entspräche eine ungefähre Körperlänge von 380 mm und eine Gesamtlänge von 760 mm, wenn mit Mertens (1942) angenommen wird, daß der Schwanz bei den Riesenformen kürzer und plumper war als bei den kleineren Arten, deren Schwanz mehr als zweimal so lang wie ihr Körper ist (Böhme & Bings 1977). Da auch Rich & Hall (1984) entsprechende Proportionsverschiebungen bei varaniden Echsen festgestellt haben, ist diese Annahme für *Gallotia goliath* wohl berechtigt.

Gallotia simonyi gomerana subsp. n.

Diagnose: Eine kleine und zierliche Form von *Gallotia simonyi*; größtes Dentale 28.0 mm lang, gegenüber 34.2 mm für Material von Hierro.
Holotypus: Das in Abb. 11b wiedergegebene Dentale, coll. R. Hutterer & S. Lenné, Juli/August 1982; Feldbezeichnung B/G1; deponiert in der Herpetologischen Sammlung des Museums Alexander Koenig, No. ZFMK 42399.
Typuslokalität: Barranco de Chinguarime, La Gomera, Kanarische Inseln.
Stratum typicum: vermutlich Jung-Pleistozän.
Etymologie: Benannt nach der Insel Gomera und ihren Gomeros.
Beschreibung des Holotypus: Das Dentale ist weitgehend komplett, von 22 Zähnen sind 6 ausgefallen, die übrigen gut erhalten. Vom fünften Zahn an weisen sie das charakteristische tricuspide Muster auf. Der längste Dentalzahn ist 4.0 mm lang. Die Crista dentalis mißt 25.4, das gesamte erhaltene Dentale 28.0 mm.
Weiteres Material: Vom selben Fundort stammen drei kleinere Dentalia, ein Prämaxillare mit 7 Zähnen, ein vollständiges (Länge 26.0 mm, 20 Zähne) und sieben zerbrochene Maxillaria, ein Coronoid, sechs Articularia, ein Angulare, acht Opercularia, ein Nasale, vier Frontalia, zwei Postfrontalia, ein vollständiges und drei fragmentarische Parietalia, zwei Jugalia, drei Quadrati, drei Pterygoide, zwei Präfrontalia, zwei Pelves (Abb. 10), ein Humerus (Abb. 8), zwei Femora (Abb. 9), 12 Wirbel, außerdem weitere, nicht identifizierte Fragmente. Maße dieser Knochen in Tab. 3. Gilt als Paratypenserie (ZFMK 42400—42403). All dies Material wurde, vermengt mit Knochen von *G. goliath*, auf relativ kleinem Raum in einer 'Linse' aus rötlichgrauer Erde gefunden, scheint also vor der Einbettung bereits zusammengeweht oder -geschwemmt worden zu sein.

Aus dem ersten Aufschluß der selben Wand (siehe bei *G. goliath*) bargen wir 20 Fragmente von *G. simonyi*, die aus dem stark verfestigten Material herausgesiebt und -präpariert wurden. Darunter ist je ein Maxillare, Articulare, Angulare, Operculum, Coronoid, Postfrontale, Pterygoid, Quadratum, Cranium, zwei Femora, zwei Pelves und eine Rippe.

Im Barranco de Santiago (G3) fanden wir neben Resten von *G. goliath* auch wenige zertrümmerte Knochen von *G. simonyi*. Es handelt sich um zwei Dentalia, ein Articulare, ein Nasale, ein Frontale, ein Postfrontale und ein Jugale. Eines der Dentalia, von dem nur die vordere Hälfte erhalten ist, hat die gleiche Größe wie der Holotypus von *G. simonyi gomerana* subsp. n. aus dem Barranco de Chinguarime.

Aus einer rotgefärbten Tufflage im Barranco de Santiago stammt das in Abb. 16 gezeigte Schädelfragment von *Gallotia simonyi.* Die Schädelknochen sind stark verdrückt, die vordere Hälfte des Schädels war bereits verwittert. Da die Schädelknochen sich aber noch im natürlichen Verband befinden, ist in diesem Fall eine Verschüttung des Tieres als Folge vulkanischer Aktivität als Todesursache anzunehmen.

Aus Höhlen der Ureinwohner im Barranco de Chinguarime (Fundort G10) bargen wir zusammen mit tierischen und pflanzlichen Resten, Holzkohle, Tonscherben etc. auch fünf Knochen von *Gallotia simonyi*: zwei Maxillaria, ein Fragment eines Craniums, ein Femur und einen Wirbel. Beide Maxillaria sind klein und zierlich, das größere und vollständigere mißt 20.8 mm. Einige Ziegenknochen aus dieser Fundstelle wurden mit der C^{14}-Methode auf 510 ± 50 Jahre B. P. datiert. Damit ist zum erstenmal nachgewiesen, daß *Gallotia simonyi* bis in die historische Zeit hinein auf Gomera lebte. Damit gewinnt auch die Beobachtung von v. Fritsch (1870) an Bedeutung, der vor 120 Jahren große Eidechsen auf Hierro, Gran Canaria und Gomera gesehen hat (siehe Einleitung zu dieser Arbeit).

Diskussion: An der Zugehörigkeit des gomerensischen Materials zu *Gallotia simonyi* besteht kein Zweifel. Alle diagnostischen Merkmale wie Zahnform, Pterygoidbezahnung und Form der Parietalfortsätze stimmen mit typischem Material von Hierro überein. Das gesamte Knochenmaterial von Gomera (vgl. Tab. 3) fällt aber durch seine durchweg kleineren Abmessungen auf. Die Kiefer sind deutlich kleiner bei etwa gleicher Zahnzahl, weshalb nicht angenommen werden kann, daß von Gomera nur junge Tiere vorlagen. Das Material (140 Knochenreste) stammt aus zwei weit auseinander liegenden Fundstellen mit insgesamt fünf verschiedenen Aufschlüssen, und in allen wurden gleich kleine Reste gefunden. Bei der zufälligen und von Menschen unbeeinflußten Einbettung der Tiere wären alle Größenklassen zu erwarten, weshalb ich annehme, daß die größeren Kiefer, wie der des Holotypus, voll adulte Tiere repräsentieren. Überraschenderweise sind die wenigen von uns auf Tenerife gesammelten Knochen von *Gallotia simonyi* ebenso klein oder sogar noch kleiner als die von Gomera (Tab. 3). Dies müßte an umfangreicherem Material nachgeprüft werden. *Gallotia simonyi* wurde zwar bereits von Bravo (1953) und Acosta Martinez & Pellicer Catalan (1976) für Tenerife genannt, aber weder durch Abbildungen noch durch Maßangaben belegt. Nach den bisher vorliegenden Befunden sieht es so aus, als wäre die Nominatform, die auf Hierro noch rezent in einer Reliktpopulation vorkommt, großwüchsig (größtes Dentale 34.2 mm), während die ausgestorbenen (?) Populationen von Gomera und Tenerife kleinwüchsig waren (größtes Dentale von Gomera 28.0, von Tenerife 25.2 mm). Kalkuliert man für die drei Inselpopulationen die größte Schädellänge aus den Einzelknochen, so erhält

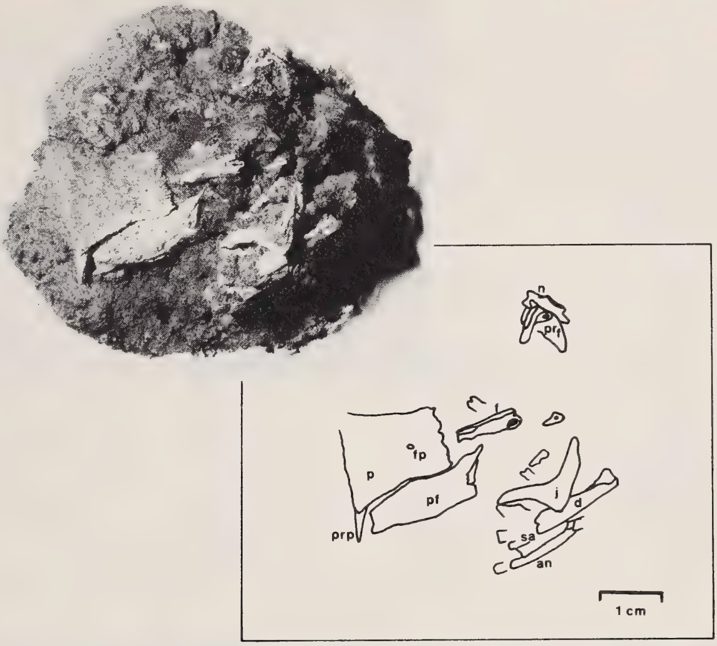


Abb. 16: Schädelfragment von *Gallotia simonyi gomerana* aus dem Barranco de Santiago (G3) in Fundlage. Erklärung der Abkürzungen: (an) Angulare, (d) Dentale, (f) Frontale, (fp) Foramen parietale, (j) Jugale, (n) Nasale, (p) Parietale, (pf) Postfrontale, (prf) Praefrontale, (prp) Processus parietalis, (sa) Supraangulare.

man für Gomera und Tenerife deutlich kleinere Werte (Tab. 4). Auf die Körperlänge umgerechnet erhalte ich als größte Kopf-Rumpf-Länge für *G. simonyi* von Hierro 250, von Gomera 214 und von Tenerife 184 mm. Da die Maximalwerte für Hierro sich in gutem Einklang mit den wenigen bekannten Maßen vollständiger Tiere (Böhme & Bings 1977) befinden, scheinen auch die Werte für Gomera realistisch zu sein.

Der Fund von *Gallotia simonyi*-Knochen in den Nahrungsabfällen der Ureinwohner kann als weiterer Hinweis dafür genommen werden, daß die Eidechsen damals gegessen wurden. Hinweise in dieser Richtung geben auch Acosta Martinez & Pellicer Catalan (1976) und Diego Cuscoy (1979) für Tenerife und Böhme et al. (1981) und Bings (in diesem Heft) für Hierro. Auch die von uns 1984 im Gebiet von Malpais de Güimar auf Tenerife gefundenen Knochen von *Gallotia simonyi* wurden zusammen mit Abfällen der Ureinwohner gefunden. Bemerkenswert ist in diesem Fall, daß ebenfalls Knochen von *G. goliath* darunter waren, was ein Überleben dieser Rieseneidechse auf Tenerife bis in historische Zeiten wahrscheinlich macht.

Tabelle 3: Maße von *Gallotia simonyi* (Min.-Max.); L = Länge, B = Breite; Maße in mm.

Maß	Hierro (H4)	Gomera (G1—4)	Tenerife (T3)
B. Prämaxillare	7.1	6.4	—
Prämaxillarzähne	7	7	—
L. Maxillare	22.8—31.1	20.8—26.0	—
L. Crista dentalis	16.6—28.1	18.0—23.5	—
Maxillarzähne	16—20	18—20	—
Längster Maxillarzahn	4.0—5.0	3.1—4.2	—
L. Dentale	25.2—34.2	18.4—28.0	25.2
L. Crista dentalis	19.2—29.9	17.6—24.7	18.6—21.1
Dentalzähne	20—26	21—22	20—24
L. Nasale	—	12.0—13.2	—
L. Frontale	22.7—28.8	16.4—19.3	—
L. Postfrontale	26.3	15.2—22.1	—
L. Parietale	15.1—18.2	15.7—17.9	—
B. Parietale	12.5—15.4	13.6—15.1	10.8
L. Jugale	26.2	12.8—18.3	14.1—16.7
L. Pterygoid	23.3—31.5	—	—
Pterygoidzähne	6—8	8	—
L. Quadratum	11.3—12.5	11.2—12.1	8.3—8.4
B. Quadratum	8.0	7.8—8.2	4.9—5.1
L. Humerus	—	31.1	—
L. Femur	33.0—39.1	26.7—36.0	27.5

Tabelle 4: Kalkulation der größten Schädellänge für *Gallotia simonyi* aus Einzelknochen. Die Berechnung erfolgte an Hand des jeweils größten Knochens im Fundmaterial; dessen Abmessungen wurden auf einen kompletten Schädel von *Gallotia stehlini* von 59 mm Länge bezogen.

Bezugsgröße	Größte Schädellänge		
	Hierro	Gomera	Tenerife
Maxillare	60.0	50.1	—
Dentale	66.8	54.7	49.2
Parietale	52.4	51.5	—
Jugale	68.7	48.0	43.8
Quadratum	69.6	67.3	—
Mittelwerte	63.5	54.3	46.5

Gallotia galloti (Oudart, 1839)

Material: Barranco de Chinguarime (G1): ein Dentale (Abb. 11a), ein zusammenhängendes Frontaliapaar, ein Pterygoid, eine Tibia, ein Humerus (Abb. 8), ein Femur (Abb. 9). Barranco de Machal (G2): ein Schwanzwirbel.

Beschreibung und Diskussion: Das Fundmaterial wird in Tabelle 5 mit rezentem Material von Gomera und prähistorischem Material von Tenerife verglichen. Die Langknochen und das Dentale sind recht groß im Vergleich zu rezentem Material von *Gallotia g. gomerae* (Boettger & Müller, 1914), sie nähern sich bereits an die großwüchsige *Gallotia g. galloti* (Oudart, 1839) von Tenerife an (Nomenklatur folgt Dubois 1984). Das Fundmaterial ist aber zu spärlich, um irgendwelche Schlußfolgerungen zu ziehen. Dennoch erscheint es fraglich und der Überprüfung an neuem Material wert, ob die jungpleistozänen oder altquartären Kanareneidechsen von Gomera die gleichen Abmessungen hatten wie die heute dort lebenden Tiere. Der mögliche Hinweis auf eine größere vorzeitliche *Gallotia galloti* auf Gomera stünde in gutem Einklang mit der Vorstellung, daß Gomera von Tenerife aus besiedelt worden ist.

Tabelle 5: Maße von *Gallotia gallotia* (Min.-Max.); L = Länge, B = Breite; Maße in mm.

Maß	Gomera (G1, G2)	Gomera (rezent)	Tenerife (T3)
L. Dentale	13.6	12.6—12.7	12.3—16.9
L. Crista dentalis	12.0	10.0—10.8	9.6—13.6
Dentalzähne	19	16—18	15—20
L. Frontale	12.2	11.5	12.8—14.2
L. Pterygoid	12.2	8.50—10.7	8.5—12.1
L. Humerus	14.2	10.7—11.4	17.6
L. Femur (a)	13.2—15.7	13.1—13.5	17.8—18.2

(a) ohne Epiphysen

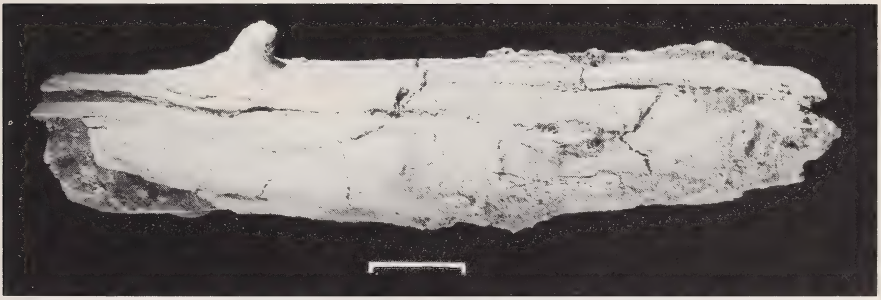


Abb. 17: Pflanzenfossil (? *Plocama*) aus der Fundstelle G1. Maßstab: 10 mm.

Begleitfauna und -flora

Die subfossilen Fundstellen G1—4 sind arm an anderen Wirbeltieren außer den Lacertiden. Besonders überraschend ist das völlige Fehlen von Riesenratten (*Canariomys*), die auf Teneriffa oft mit Rieseneidechsen vergesellschaftet sind. Aus der Fundstelle G1 wurden vier Skelettknochen eines lerchenartigen Vogels geborgen, dessen Humerus starke Ähnlichkeit mit *Alauda* hat.

Sehr häufig sind Landschnecken, die von K. Groh in einem eigenen Beitrag dieses Heftes beschrieben werden. Aus der Hauptfundstelle G1 siebten wir zehn Arten aus, von denen einige Neunachweise für Gomera darstellen. Die häufigsten Arten sind die große *Hemicycla moussoniana* (Abb. 1c), ferner *Hemicycla fritschii* und *Pomatias laevigatus*. Diese und weitere Arten sind nur subfossil bekannt (Determinationen von K. Groh).

Häufig wurden auch fossilisierte Pflanzenreste gefunden (Abb. 17). Es handelt sich dabei immer um Wurzel- oder Rindenstücke, die nicht näher bestimmt werden konnten. Die Gewebestruktur ist durch Kalkeinlagerung völlig zerstört. Möglicherweise handelt es sich um Reste von *Plocama pendula*, einem mannshohen Strauch, der heute überall im Süden Gomeras wächst. Dessen Samen bilden nach Barquín & Wildpret (1975) eine wichtige Nahrungsgrundlage für *Gallotia galloti*. Gelegentlich wurden auch Gebilde gefunden, die als 'versteinerte Büsche' bekannt sind (Krejci-Graf 1961; Klug 1968). Beachtet man ferner die Krustenkalke, die die Fundschichten überlagern (vgl. Abb. 1a, b) und die nach Krejci-Graf (1960) ein arides Klima anzeigen, während für die Bildung von 'versteinerten Büschen' ein humideres Klima angenommen werden muß, so sind Bedingungen gegeben, die nach Klug (1968) „ein trockenfeuchtes Wechselklima für das Jung-Pleistozän der Kanarischen Inseln" anzeigen. Auf diese Überlegungen stützt sich auch die stratigraphische Einordnung der Fossilfundstellen G1—G4.

Zusammenfassend kann also angenommen werden, daß die Lebensbedingungen für *Gallotia goliath* auf Gomera sich nicht wesentlich von denen unterschieden, die bis heute dort vorzufinden sind.

Diskussion

Die neuen Funde von Gomera schließen eine Verbreitungslücke bzw. korrigieren die bestehenden Angaben (vgl. Garcia Cruz & Marrero Rodriguez 1979). *Gallotia goliath* ist nun von Tenerife, Gomera und Palma bekannt, wobei eine genaue Beschreibung der Funde von La Palma (Bravo 1953) noch aussteht. Dies erscheint um so mehr geboten, nachdem gezeigt werden konnte, daß sich die Formen von Tenerife und Gomera in einigen Merkmalen unterscheiden.

Gallotia simonyi, rezent noch in einer Reliktpopulation auf Hierro vorhanden, ist jetzt subfossil bzw. aus historischer Zeit von Gomera und Tenerife nachgewiesen, wobei sich wiederum herausgestellt hat, daß Größenunterschiede zwischen den Inselpopulationen bestehen.

Bei den ausgestorbenen Eidechsen scheint es also bereits zu ähnlich großen subspezifischen Differenzierungen gekommen zu sein, wie sie bei den rezenten Arten zu verzeichnen sind. Diese Variation könnte genutzt werden, um nach sorgfältiger Analyse der fossilen und subfossilen Reste von allen Inseln Aussagen über die Ausbreitungswege der Eidechsen und damit über ihre Evolution zu machen. In dieser Arbeit sollen noch keine Schlüsse in dieser Richtung gezogen werden, da sie regional begrenzt ist und noch zu viele Fragen offen sind. Als ein Ergebnis hat sich allerdings herausgestellt, daß *Gallotia simonyi* und *G. stehlini* als gute Arten betrachtet werden müssen, die keineswegs so nahe ver-

Tabelle 6: Vergleich der Zahnzahlen im Prämaxillare, Maxillare und Dentale bei den rezenten und subfossilen Arten der Gattung *Gallotia*. Minima (Juvenile) und Maxima. Angaben aus (a) Siebenrock (1894), (b) Mertens (1942), (c) Marrero Rodríguez & García Cruz (1978: Fig. 3), (d) Bravo (1953: Foto 10), (e) dieser Arbeit.

Art und Unterart	Zähne im		
	Prämaxillare	Maxillare	Dentale
G. galloti (a)	7	15—19	18—21
G. atlantica (a)	7	13—16	15—20
G. s. simonyi (e)	7	16—20	20—26
G. s. gomerana (e)	7	18—20	21—22
G. stehlini (a)	7—11	15—25	16—29
G. g. goliath (b, c)	9	24—28	31
G. g. bravoana (e)	9	21—24	25—26
G. maxima (d)	11—12	33	ca. 31

wandt sind, wie es Jahre lang angenommen wurde. *Gallotia stehlini* steht in einigen Merkmalen, wie der Pterygoidbezahnung und der Form der Parietalfortsätze, den Rieseneidechsen *G. goliath* und *G. maxima* näher als den übrigen Arten. Auch bei einem Vergleich der Zahnzahlen (Tab. 6) fällt auf, daß *G. stehlini*, obwohl nur wenig größer als *G. simonyi*, relativ hohe Zahnzahlen aufweist, die im Bereich der Rieseneidechsen liegen. *Gallotia stehlini* könnte somit von allen rezenten Arten am ehesten als Nachfahre der ausgestorbenen Rieseneidechsen gelten. Da andererseits *G. stehlini* und *G. simonyi* mit der Zahnform (vgl. Abb. 3) ein wichtiges Merkmal teilen, das dazu in einem Fall auch bei *G. goliath* von Gomera angedeutet ist, können wir wohl eine Mosaikverteilung der Merkmale und so mit Klemmer (1976) eine gemeinsame Wurzel für alle Arten von *Gallotia* annehmen. Das von Bravo (1953) entworfene und von Garcia Cruz, Marrero & Hernandez (1980) übernommene Phylogenieschema der Gattung ist allerdings im Lichte der neuen Befunde sehr hypothetisch.

Die Beurteilung des Merkmals 'Zahnform' erfährt in dieser Arbeit eine Korrektur. Seitdem Siebenrock (1894) sein Material von (der damals noch nicht beschriebenen) *Gallotia stehlini* mit Boulengers (1891) Angaben über *G. simonyi* gleichsetzte und kritisch verglich, gilt seine Bemerkung über eine „Vermehrung der Zacken an den Zähnen von *Lacerta Simonyi* mit zunehmendem Alter" als Tatsache, die Eingang in die Literatur fand (z. B. Peters 1961). Daß sie nicht stimmt, zeigt Abb. 4. Tatsächlich verbarg sich dahinter ein recht brauchbares Merkmal zur Unterscheidung zweier Arten (Abb. 3).

Der Nachweis gleichzeitigen Vorkommens von drei *Gallotia*-Arten auf der Insel Gomera kompliziert alle Theorien, die die eine Art aus der anderen hervorgehen lassen, oder das Aussterben der Rieseneidechsen auf die Konkurrenz zwischen einer kleinen und einer großen Art zurückführen (z. B. Mertens 1942). Bemerkenswert ist allerdings die Seltenheit von *Gallotia galloti* in dem subfossilen Material von Gomera (Tab. 1), die sicher nicht auf Grabungstechnik zurückzuführen ist, da das verwendete Sieb kleine Knochen ohne weiteres zurückhielt. Allerdings sind die zarten Knochen junger *G. galloti* wohl nur in Ausnahmefällen erhaltungsfähig.

Der geringe Anteil von *G. gallotia*-Knochen in der Fundstelle G1 läßt sich dagegen mit den Beobachtungen von Barquín & Martín (1982) auf Gran Canaria deuten, wo die kleine *G. atlantica* ihren Lebensraum mit Juvenilen der großen *G. stehlini* teilt, nicht aber mit deren Adulten, für die die kleinere Art so wie die eigenen Jungtiere ein Beuteobjekt darstellen würde. Da die Fundstelle G1 überwiegend Reste adulter Rieseneidechsen (*G. goliath*, *G. simonyi*) enthielt, wären, bei Übertragung der auf Gran Canaria beobachteten Verhältnisse, kaum Reste kleinerer Arten zu erwarten. Auf der anderen Seite besteht das Fundmaterial der Lokalität H3 (vgl. Böhme et al. 1981) aus nur wenigen, halbwüchsigen *G. simonyi* und zahlreichen juvenilen und adulten *G. galloti*. Auch diese 'Kinderstube', die als weitere Übereinstimmung noch in Meeresnähe gelegen war, während die Adulten von *G. simonyi* (heute) steile Felswände bewohnen, fügt sich in das Schema von Barquín & Martín (1982). Da aber alle bisher entwickelten Theorien über das Aussterben der Rieseneidechsen auf mangelhaftem Datenmaterial aufgebaut sind (wenn nicht auf reiner Spekulation), sollte besser abgewartet werden, bis das Bild der früheren Besiedlung der Kanarischen Inseln etwas vollständiger geworden ist.

Für Tenerife gab Bravo (1953) einen Hinweis auf eine noch größere Eidechse als *G. maxima*, von der ihm ein Pterygoidbruchstück vorlag. Kuhn (1963) belegte diesen nicht näher beschriebenen Rest bereits mit einem Namen. Gerade auch auf Tenerife sind noch viele Fragen zu klären. Diese Insel dürfte wegen ihrer Größe und Faunenvielfalt eine Schlüsselrolle in der weiteren Erforschung der Eidechsenevolution spielen. Es ist zu hoffen, daß das in Sammlungen auf den Kanarischen Inseln und in spanischen Museen vorhandene Material kritisch gesichtet und wenn möglich zeitlich geordnet werden kann. Nur dann wird ein Verständnis der Gattungsgeschichte möglich sein.

Bings (1980) hat Argumente dafür zusammengetragen, daß Rieseneidechsen auf der Insel Tenerife bis in das 19. Jahrhundert überlebt haben oder sogar heute noch vorkommen. Die hier mitgeteilten Funde von *G. goliath* und *G. simonyi* aus den Malpais de Güimar stützten diese Ansicht. Merkwürdigerweise kommen bisher fast alle Hinweise aus dem Gebiet von Güimar!

Auch der Nachweis von *G. simonyi* aus dem 15. Jahrhundert von Gomera weckt in Verbindung mit Fritschs (1870) Beobachtung aus dem 19. Jahrhundert die Hoffnung, daß diese große Eidechse an unzugänglichen Stellen in Gomera heute noch lebt. Allerdings wird diese Hoffnung, auch für Tenerife, mit der zunehmenden Erschließung der Inseln durch Straßenbau und Tourismus immer geringer.

Danksagung. Auf den Exkursionen begleitete mich meine Freundin S. Lenné, die sich auch an den Grabungen rege beteiligte, wofür ich ihr herzlich danke. Herr Dr. J. Freundlich vom Institut für Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln führte freundlicherweise Altersbestimmungen durch; Herr K. Groh begutachtete die mitgebrachten Gastropoden, Herr Dr. K. Kramer (Botanisches Institut der Universität Bonn) die Pflanzenfossilien.

Wichtiges Vergleichsmaterial stellte Herr W. Bings (Bonn) zur Verfügung. Meine Kollegen am Museum Alexander Koenig, Dr. W. Böhme und W. Bischoff, machten mir das Typenmaterial von *L. goliath* zugänglich, das Herr Dr. Klemmer (Senckenberg-Museum Frankfurt) dankenswerterweise ausgeliehen hatte, sowie weiteres Vergleichsmaterial und herpetologische Literatur. Herr E. Schmitz (Museum Alexander Koenig Bonn) fertigte die Fotografien für die Abbildungen 6, 8—11 und 13—15 an. Nützliche Informationen erhielt ich auch von Herrn A. Machado, La Laguna.

Summary

To date little is known about Gigant lizards from Gomera. Old reports that had partly been incorrectly interpreted by subsequent authors, have been studied and are critically discussed here. — The author collected new fossil material on Gomera since 1981. He discovered several sites of presumably Pleistocene age and one about 500 years old prehispanic site. Comparative material was collected on Hierro and Tenerife and was also available from various collections. — The lizard genus *Gallotia* is reviewed with regard to osteological characters useful for the identification of species. Six species, *galloti, atlantica, simonyi, stehlini, goliath* and *maxima* are treated. — The fossil remains of lizards from Gomera are described. They represent three species assigned to *Gallotia goliath* (Mertens, 1942; type locality Puerto de la Cruz, Tenerife), *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889; type locality Zalmor Rock, Hierro) and *Gallotia galloti* (Oudart, 1839; type locality Güimar, Tenerife). However, they differ from the known forms in size or characters. Therefore two new subspecies are described from Gomera: *Gallotia goliath bravoana* subsp. n. and *Gallotia simonyi gomerana* subsp. n. — The new material proves sympatry and contemporaneous existence of three *Gallotia* species on Gomera during the Pleistocene. *G. simonyi* was also found in a prehispanic site documenting its existence 500 years ago. This record supports the statement by v. Fritsch (1870), who reported sight records of large lizards, possibly *G. simonyi*, in the 19th century, also on Gomera. It is therefore possible that the large *G. simonyi*, too, has survived and may be still alive somewhere on Gomera today.

Resumen

Actualmente se sabe poco acerca de los lagartos gigantes de la isla Gomera. Se discuten y estudian criticamente reportajes antiguos que en parte habian sido interpretados incorrectamente por autores subsecuentes. El autor colectó nuevo material fósil en Gomera desde 1981, descubriendo varios sitios probablemente pleistocénicos y uno de alrededor de 500 años de la época prehispánica. En Hierro y tenerife también se colectó material comparativo, pudiéndose acudir además a varias otras colecciones. — Se revisa el género *Gallotia* en base a características osteológicas útiles para la identificación de especies. Se tratan seis especies: *galloti, atlantica, simonyi, stehlini, goliath y maxima.* — Se describen los restos fósiles de lagartos de Gomera, los que representan tres especies que habían sido asignadas a *Gallotia goliath* (Mertens, 1942; localidad típica Puerto de la Cruz, Tenerife), *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889; localidad típica Roque de Salmor, Hierro) y *Gallotia galloti* (Oudart, 1839; localidad típica Güimar, Tenerife). Sin embargo ellas difieren de las formas conocidas en su talla y otras características. Por esto se describen dos subespecies nuevas de Gomera: *Gallotia goliath bravoana* subsp. n. y *Gallotia simonyi gomerana* subsp. n. El nuevo material prueba la simpatría y la existencia contemporánea de tres especies de *Gallotia* durante el Pleistoceno. *G. simonyi* fué también encontrada en un lugar prehispánico, documentándose así su existencia hacen 500 años. Esto hace probable que los grandes lagartos que v. Fritsch (1870) dice haber visto también en Gomera el siglo pasado hayan sido *G. simonyi.* Esto hace posible que esta especie de gran tamaño eventualmente aún viva en Gomera en nuestros días.

Literatur

Acosta Martinez, P. & M. Pellicer Catalan (1976): Excavaciones arqueológicas en la Cueva de la Arena (Barranco Hondo, Tenerife). — Annuario Est. Atlánt. 22: 125—184.

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaeartic lizards assigned to the genera *Lacerta, Algyroides* and *Psammodromus.* — Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (zool.) 25: 291—366.

Baez, M. (1982): Consideraciones sobre las caracteristicas zoogeograficas de la fauna de Canarias. — In: Instituto de Estudios Canarios 50 Aniversario (1932—1982). p. 23—70. Inst. de Estud. Canar., Aula de Cultura del Excmo. Cabildo Insular de Tenerife.

Baez, M., Baccallado, J.J. & A. Martin (1984): Los reptiles de Canarias: importancia científica y problemática conservacionista. — II Reunión Iberoamer. Cons. Zool. Vert. 1984: 84—90.

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria, 1882) en Gran Canaria (Rept., Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebr. 9: 377—380.

Barquín Diez, E. & W. Wildpret de la Torre (1975): Diseminación de plantas cannarias. Datos iniciales. — Vieraea 5: 38—60.

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16: 203—214.

— (1985): Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung. — Bonn. zool. Beitr. 36:

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Böhme, W. & W. Bings (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13: 105—111.

—, Bischoff, W., Nettmann, H.-K., Rykena, S.& J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32: 157—166.

—, & G. Zammit-Maempel (1982): *Lacerta siculimelitensis* sp. n. (Sauria: Lacertidae), a giant lizard from the late Pleistocene of Malta. — Amphibia-Reptilia 3: 257—268.

Boettger, O. (1873): Reptilien von Marocco und von den canarischen Inseln. — Abh. Senckenb. naturforsch. Ges. 9: 121—191.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914). Preliminary notes on the local races of some Canarien lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. 8 (14): 67—68.

Boulenger, G.A. (1891): On Simony's Lizard, *Lacerta Simonyi.* — Proc. zool. Soc., Lond. 1891: 201—202, 2 pls.

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en la Pleistoceno de las Canarias. — Est. geol. Inst. Invest. Geol. „Lucas Mallada" 9: 7—34.

— (1964): Estudio geológico y petrographico de la isla de Gomera. — Estud. geol. Inst. Invest. Geol. „Lucas Mallada" 20: 1—56.

— (1978): Yacimientos de vertebrados fosiles en Canarias. — Annuario Inst. Est. Canarios XVI—XX: 42—44.

Cano, J., Baez, M., Lopez-Jurado, L.F. & G. Ortega (1984): Karyotype and chromosome structure in the lizard, *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpetol. 18: 344—346.

Diego Cuscoy, L. (1979): El conjunto ceremonial de Guargacho. — Publ. Museo Arqueologico de Tenerife 11. — Santa Cruz de Tenerife.

Dubois, A. (1984): Les specimens-types de *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Reptiles, Sauriens). — Bull. Soc. Linn. Lyon 53: 27—30.

Estes, R. (1983): Sauria terrestria, Amphisbaenia. Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 10A. — G. Fischer, Stuttgart & New York.

Franz, H. (1980): Nachweis eines holozaenen hoeheren Meeresstandes an der Ostkueste der Insel Hierro (Kanarische Inseln). — Vieraea 9: 79—82.

Fritsch, K. v. (1870): Ueber die ostatlantischen Inselgruppen. — Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1870: 72—113.

Gagel, C. (1926): Begleitworte zu der Karte von La Gomera mit einem Anhang über die Calderafrage. — Z. deutsch. geol. Ges. 77: 551—574.

Garcia Cruz, C.M. & A. Marrero Rodriguez (1897): Sobre la distrubución geográfica de los yacímíentos de vertebrados fosiles de las Islas Canarias. — Vieeaea 8: 95—106.

Garcia Cruz, G., Marrero, C.M. & A. Hernandez (1980): Breves consideraciones sobre la filogenia y evolucion del grupo *simonyi* (Reptilia: Lacertidae). — Cuad. Cienc. biol. 6—7: 5—57.

Gasc, J.-P. (1971): Les variations columnaires dans la région présacrée des sauriens. Application á la reconstitution de *Lacerta goliath* Mertens. — Ann. Paléontol. (Vertébr.) 57: 133—155.

Groh, K. (1985): Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda). — Bonn. zool. Beitr. 36:

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — p. 433—456. — W. Junk, The Hague.

Klug, H. (1968): Morphologische Studien auf den Kanarischen Inseln. — Schriften Geogr. Inst. Univ. Kiel 24, 157 S.

Krejci-Graf, K. (1960): Krustenkalke. — Z. deutsch. geol. Ges. 112: 36—61.

— (1961): „Versteinerte Büsche". — N. Jb. Geol. Paläont. (Abh.) 113: 1—22.

Kuhn, O. (1963): Sauria (Supplementum I), Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 104: 1—87.

Lutz, D. & W. Mayer (1984): Albumin-immunologische und proteinelektrophoretische Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Lacerta lepida* Daudin und *Lacerta princeps* Blanford (Sauria, Lacertidae). — Zool. Anz. 212: 95—104.

Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihre Verwandten. — Zool. Jb. Syst. Geogr. Biol. Tiere 28: 1—38.

Marrero Rodrigez, A. & C.M. Garcia Cruz (1978): Nuevo yacimiento de restos subfósiles de dos vertebrados extintos de la Isla de Tenerife (Canarias), *Lacerta maxima* Bravo, 1953 y *Canariomys bravoi* Crus. et Pet., 1964. — Vieraea 7: 165—177.

Martín Esquivel, J.L. (1982): El ecosistema cavernicola en las tubos volcanicos del Valle de Güimar. — Publ. Fed. Territor. Canaria de Espelepl., Monogr. 1, 70 p.; Santa Cruz de Tenerife.

Mertens, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25: 330—339.

Oudart, P. (1839): Zoologie, Reptiles, Planche unique. — In: Webb, P.B. & S. Berthelot (1835—1850): Histoire naturelle des îles Canaries, T. 2, part 2, Zool.: 1pl.. — Béthune, Paris (fide Dubois 1984).

Molina Borja, M., A. Marrero, A. CarneroHernández & F. Pérez Padrón (1980): Reptiles y anfibios de las Islas Canarias. — Boletin Informativo, Caja Insular de Ahorros de Gran Canaria, No. 122: 13—14.

Peters, G. (1961): Die Perleidechse (*Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Subgenus *Gallotia* Boulenger. — Mitt. zool. Mus. Berlin 37: 271—285.

Rich, T. & B. Hall (1984): Rebuilding a giant lizard: *Megalania prisca.* — In: Archer, M. & G. Clayton (eds.): Vertebrate zoogeography & evolution in Australasia, p. 391—394. — Hesperian Press, Carlisle.

Roček, Z. (1980): Intraspecific and ontogenetic variation of the dentition in the Green lizard *Lacerta viridis* (Reptilia, Squamata). — Vest.čs. Společ. Zool. 44: 272—277.

Schenkel, E. (1901): Achter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Baseler Museums. — Verh. naturf. Ges. Basel 13: 142—199.

Siebenrock, F. (1894): Das Skelett der *Lacerta Simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 103: 205—292.

Steindachner, F. (1889): [Über eine von Prof. O. Simony auf den Roques del Zalmor bei Hierro (Canarische Inseln) entdeckte neue Eidechsenart von auffallender Größe, *Lacerta simonyi* Steind., . . .]. — Ann. k.k. Hofmus. Wien 6: 287—306.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 395—415	Bonn, Oktober 1985

Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda)[1]

von

Klaus Groh

Einleitung

Im Rahmen der Bearbeitung quartärer Landgastropoden von den Kanarischen Inseln aus der Ausbeute von Rainer Hutterer (Museum Alexander Koenig, Bonn) war es zunächst notwendig, umfangreiche Literaturrecherchen zu betreiben. Während die ersten Publikationen über die Weichtierfauna der Kanarischen Inseln (u. a. Férussac 1821, Webb & Berthelot 1833, Orbigny 1839, Shuttleworth 1852a, b), noch keine Hinweise auf quartäre Fundstellen von Landgastropoden liefern, nehmen die Quartärfossilien später einen breiteren Raum ein. Besonders bei der Bearbeitung der Ausbeuten der Geologen Hartung und Fritsch durch Mousson (1872) und der Darstellung der Funde des Paläontologen Verneau und des Forschungsreisenden Ripoche durch Mabille (1882, 1883a, b, 1884, 1885) werden zahlreiche Taxa für quartäre Landschnecken aufgestellt oder rezente Arten von Fossilfundstellen erwähnt. Weitere kleinere Hinweise finden sich bei O. Boettger (1908), Lowe (1861), Odhner (1937), Pacheco (1910) und Rothpletz & Simonelli (1890). Eine Gesamtübersicht der zum jeweiligen Zeitpunkt bekannten Landmolluskenfauna mit Hinweisen auf quartäre Vorkommen auf einzelnen Inseln geben Wollaston (1878) und Gude (1897).

In dieser Arbeit wird zunächst eine aktualisierte Liste der kanarischen quartären Landmollusken vorgestellt und kommentiert. Im Anschluß daran werden die Malakofaunen von den Fundstellen fossiler Eidechsenknochen (vgl. Hutterer 1985) genauer dargestellt und ihre Aussagefähigkeit hinsichtlich Alter und Paläoklima diskutiert. Schließlich wird ein nomenklatorisches Detailproblem, das sich durch den Fund des Liebespfeiles einer ausgestorbenen Art ergeben hat, untersucht und dargestellt.

Aktualisierte Liste quartärer Landgastropoden von den Kanarischen Inseln

Abkürzungen für die einzelnen Inseln: L = Lanzarote, F = Fuerteventura, GC = Gran Canaria, T = Tenerife, G = La Gomera, P = La Palma, H = El Hierro; quartäre

---

[1] Notes on the Malacofauna of the Canary Islands, No. 2; No 1: Alonso, M.R. M. Jbañez & J.A. Diaz: A new slug from the Canary Islands. — Arch. Moll. 116 (1/3).

Erstnachweise für die einzelnen Inseln durch R. Hutterer sind halbfett hervorgehoben; halbfett gesetzte Taxa sind ausschließlich fossil bekannt; Taxa mit Index „*” sind fossil, mit Index „r” rezent in der Ausbeute von R. Hutterer vertreten; ein „?” indiziert eine fragliche taxonomische Zuordnung oder einen fraglichen Fossilnachweis. Die supraspezifische Nomenklatur richtet sich nach Zilch (1959—1960).

	Familie Pomatiasidae	
*	1. *Pomatias laevigatus* (Webb & Berthelot 1833)	G
*	2. *Pomatias canariense* var. *adjunctus* (Mousson 1872)	T
*	3. *Pomatias canariense* var. *raricosta* (Wollaston 1878)	T
	4. *Pomatias canariense* var. ***praecursor*** (O. Boettger 1908)	T
	Familie Vertiginidae	
	Unterfam. Truncatellininae	
*	5. *Truncatellina atomus* (Shuttleworth 1852)	**T, G**
	Familie Pupillidae	
	Unterfam. Lauriinae	
*	6. *Leiostyla taeniata* (Shuttleworth 1852)	**T**
	Familie Enidae	
	Unterfam. Eninae	
	7. *Napaeus obesatus* (Férussac 1821) incl. var. *interpunctatus* Wollaston 1878	P, GC
	8. *Napaeus* ***indifferens*** (Mousson 1872)	GC
r	9. *Napaeus baeticatus* (Férussac 1821)	T
* r	10. *Napaeus tabidus* (Shuttleworth 1852)	**T**
*	11. *Napaeus bertheloti* (Pfeiffer 1848) incl. var. *subsimplex* Wollaston 1878	**G, H**
	12. *Napaeus* ***halmyris*** (Mabille 1883) = *obesatus* Fér. ?	T
	13. *Napaeus variatus* (Webb & Berthelot 1833)	T, GC
	14. *Napaeus myosotis* (Webb & Berthelot 1833)	GC
	15. *Napaeus rupicola* (Webb & Berthelot 1833)	T
	16. *Napaeus consecoanus* (Mousson 1872)	G
	17. *Napaeus* ***servus*** (Mousson 1872)	G
	Familie Zonitidae	
	Unterfam. Zonitinae	
* r	18. *Vitrea contracta* (Westerlund 1871)	**T, G**
	Familie Subulinidae	
r	19. *Rumina decollata* (Linnaeus 1758)	GC, T, L
	Familie Testacellidae	
	20. *Testacella haliotidea* Draparnaud 1801	GC
	Familie Streptaxidae	
*	21. *Gibbulinella dealbata* (Webb & Berthelot 1833) incl. var. *minor* et var. *curta* sensu Mabille 1885	P, **G, T**
	22. *Gibbulinella* ***macrogyra*** (Mousson 1872) = *dealbata* W.&B. ?	G
	Familie Helicidae	
	Unterfam. Helicellinae	
	23. *Leucochroa accola* (Mousson 1872)	F
	24. *„Helix” multipunctata* (Mousson 1872) = ?	F
	25. *Trochoidea (Xeroptyca) despreauxi* var. ***immodica*** (Mousson 1872)	GC
	26. *Trochoidea (Xeroptyca)* ***morata*** (Mousson 1872)	F
	27. *Trochoidea (Xeroptyca) granostriata* (Mousson 1872)	L
	28. *Monilearia tumulorum* (Webb & Berthelot 1833)	GC
	29. *Monilearia lemniscata* (Webb & Berthelot 1833)	GC
	30. *Monilearia lancerottensis* var. *orbignyi* (Orbigny 1839)	T

Unterfam. Helicodontinae

* r 31.	*Caracollina lenticulata* (Férussac 1821) incl. var. ***virilis*** Mousson 1872	F, P, T, **G**
32.	*Canariella hispidula* var. *subhispidula* (Mousson 1872)	T
* 33.	*Canariella afficta* (Férussac 1821)	T
* r 34.	*Canariella fortunata* (Shuttleworth 1852)	T
* 35.	*Canariella discobolus* (Shuttleworth 1852)	**G**
* ? 36.	*Canariella gomerae* (Wollaston 1878) = *discobolus* ?	G
37.	*Canariella plutonia* (Lowe 1861)	F
* ? 38.	„*Helix*" *marcida* Shuttleworth 1852 = *Canariella* ?	„Kanaren", **G** ?
* 39.	„*Helix*" *multigranosa* Mousson 1872 = *Canariella* ?	G, **H** ?

Unterfam. Helicinae

r 40.	*Theba geminata* (Mousson 1857) incl. var. ***clausoinflata*** et var. ***parvula*** Mousson 1872	F, L
41.	*Theba grasseti* (Mousson 1872)	GC
42.	*Theba impugnata* var. *subgeminata* (Mousson 1857)	F
43.	*Hemicycla* ? ***digna*** (Mousson 1872)	G
44.	*Hemicycla ?berkeleyi* (Lowe 1861)	GC
* 45.	*Hemicycla* ***moussoniana*** (Wollaston 1878) = ***adonis*** Mousson 1872	G
46.	*Hemicycla* ***efferata*** (Mousson 1872)	G
47.	*Hemicycla* ***gravida*** (Mousson 1872)	F
r 48.	*Hemicycla sarcostoma* (Webb & Berthelot 1833) incl. var. ***guanche*** Mousson 1872	L, F, GC
49.	*Hemicycla saulcyi* (Orbigny 1839)	GC
* r 50.	*Hemicycla poucheti* (Férussac 1821) incl. var. ***eurythyra*** et ***callerifera*** O. Boettger 1908	T
51.	*Hemicycla* ***desculpta*** (Mousson 1872)	F
* 52.	*Hemicycla modesta* (Férussac 1821)	**T**
* 53.	*Hemicycla plicaria* (Lamarck 1822) incl. var. ***minor*** Mousson 1872	T
* 54.	*Hemicycla planorbella* (Lamarck 1822)	**G**
55.	*Hemicycla plutonia* (Lowe 1861)	F
* 56.	*Hemicycla* ***semitecta*** (Mousson 1872)	G
* r 57.	*Hemicycla quadricincta* (Morelet 1864)	**G**
58.	*Hemicycla saponacea* (Lowe 1861)	GC
59.	*Hemicycla psathyra* (Lowe 1861)	GC
60.	*Hemicycla granomalleata* (Wollaston 1878)	P
* 61.	*Hemicycla* ***merita*** (Mousson 1872)	G
* r 62.	*Hemicycla hierroensis* (Grasset 1857)	**H**
* r 63.	*Hemicycla distensa* (Mousson 1872)	G
64.	*Hemicycla* ***indifferens*** (Mousson 1872)	H
* 65.	*Hemicycla consobrina* (Férussac 1821) incl. var. ***vetusta*** Mousson 1872	T
66.	*Hemicycla bethencourtiana* (Shuttleworth 1852)	T
67.	*Hemicycla nivariae* (Wollaston 1878)	T
68.	*Hemicycla glasiana* (Shuttleworth 1852)	GC
* 69.	*Hemicycla fritschii* (Mousson 1872) incl. var. ***major*** Mousson 1872	
70.	*Hemicycla malleata* var. ***deformis*** (Mousson 1872)	T
71.	*Hemicycla vermiplicata* (Wollaston 1878)	P
72.	*Hemicycla* ***perrieri*** (Mabille 1882)	T
73.	*Hemicycla* ***verneaui*** (Mabille 1882)	T
74.	*Hemicycla* ***poirrieri*** (Mabille 1882) = ***justini*** Mabille 1883 = ***poirieri*** Mabille 1883 (non Tapparone-Canefri 1878)	T
75.	*Hemicycla* ***callipona*** (Mabille 1882)	T
76.	*Hemicycla* ***idryta*** (Mabille 1882)	T
77.	*Hemicycla* ***hedonica*** (Mabille 1882)	T
78.	*Hemicycla* ***cacoplasta*** (Mabille 1882)	T
79.	*Hemicycla* ***crypsidoma*** (Mabille 1882)	GC
80.	*Hemicycla* ***subgravida*** (Mabille 1882)	T
81.	*Hemicycla* ***helygaia*** (Mabille 1882)	T

82.	*Hemicycla* ***glyceia*** (Mabille 1882)	T
83.	*Hemicycla* ***ephora*** (Mabille 1882)	T
84.	*Hemicycla* ***carta*** (Mabille 1882)	GC
85.	*Hemicycla* ***cardiobola*** (Mabille 1882)	T
86.	*Hemicycla* ***embritha*** (Mabille 1882)	GC
87.	*Hemicycla* ***stulta*** (Mabille 1883)	GC
88.	*Hemicycla* ***thanasima*** (Mabille 1883)	T
89.	*Hemicycla* ***baia*** (Mabille 1883)	GC
90.	*Hemicycla* ***empeda*** (Mabille 1883)	GC
91.	*Hemicycla* ***ledrui*** (Mabille 1883)	GC
92.	*Hemicycla* ***barckeriana*** (Mabille 1883) = ***barkeri*** Gude 1897	GC
93.	*Hemicycla* ***zelota*** (Mabille 1883)	GC
94.	*Hemicycla* ***cacopista*** (Mabille 1883)	GC
95.	*Hemicycla* ***cateucta*** (Mabille 1883)	GC
96.	*Hemicycla* ***atavorum*** (Mabille 1883)	GC
r 97.	*Otala lactea* (O.F. Müller 1774)	GC ?

Die Liste der fossil oder subfossil bekannten Landgastropoden umfaßt also insgesamt 115 nominelle Taxa, von denen sich 54 ausschließlich auf ausgestorbenen Formen beziehen. Einige dieser Namen sind objektive jüngere Synonyme, zahlreiche wurden für Varietäten vergeben, denen nur ein infrasubspezifischer Rang zukommt und in vielen Fällen ist der taxonomische Status noch völlig ungeklärt. Daher sind zu der vorstehenden Zusammenstellung einige Anmerkungen notwendig, wobei die vorangestellte Nummer mit der in der Artenliste korrespondiert.

2—4: Die Frage, ob es sich bei *Pomatias canariense* nur um eine sehr variable Art oder einen Artkomplex mit mehreren Unterarten oder gar Arten handelt, ist noch ungeklärt. Gegen das heute allgemein vertretene Ein-Arten-Konzept spricht das syntope, möglicherweise sogar synchrone Vorkommen von *adjunctus* Mouss. und *raricosta* Woll. am Fundort T 1.

5: Der subfossile Erstnachweis dieser Art beweist die Autochthonie dieser Gattung auf den Kanarischen Inseln. Unberührt davon bleibt, ob es sich bei *atomus* Shuttl. nicht nur um eine Unterart von *T. cylindrica* (Férussac 1807) handelt (vgl. Groh 1983: 172).

7—17: Die äußerst umfangreiche Gattung *Napaeus* ist stark revisionsbedürftig. Nach anatomischen Merkmalen wird subgenerisch *Napaeinus* Hesse 1933 unterschieden. Möglicherweise gehören die Arten unter Nummer 13 bis 17 in diese Untergattung.

12: *N. halmyris* Mab. ist wahrscheinlich ein Synonym von *obesatus* Fér. Darauf weist bereits Odhner (1931) hin. Bis zur Überprüfung der Typen muß dies jedoch noch offen gelassen werden.

18: Hierbei handelt es sich um die Zonitiden-Art, die in der älteren Literatur als *crystallina* O.F. Müller 1774 bezeichnet wird. Auch hier ist der Beweis der Autochthonie zoogeographisch wertvoll.

22: Dieses Taxon wurde von Mousson (1872) nur nach einem Fragment beschrieben. Wie Odhner (1937) zeigen konnte, ist *G. dealbata* W. & B. jedoch sehr variabel, weshalb es wahrscheinlich ist, daß *macrogyra* ein jüngeres Synonym von dieser ist. Eine Überprüfung des Typus steht jedoch noch aus.

24: Die Einordnung dieser Art in die (Unter-) Gattung *Jacosta* durch Pilsbry (1895) erscheint fraglich. *Jacosta* Gray 1821 ist ein unterdrücktes älteres Synonym von *Leucochroa* Beck 1837. Fehlendes Vergleichsmaterial läßt zwar keine eigene Stellungnahme zu, jedoch räumt Odhner (1931: 83) ein, daß die Art eine Sonderstellung in diesem Genus einnimmt.

36: *C. gomerae* ist möglicherweise nur eine Varietät von *discobolus*. Anhand eines Einzelfundes von Gq, der diesem Taxon zugerechnet werden könnte, läßt sich dies aber nicht entscheiden.

38: Als terra typica dieser Art gibt Shuttleworth (1852b) nur die Kanarischen Inseln an. Möglicherweise wurde sie von Blauner auf La Palma gesammelt. Von der Nachbarinsel La Gomera liegt mir aus der Probe G 3 ein Fragment vor, das sich den Abbildungen dieser Art bei Shuttleworth (in Backhuys 1975) zuordnen läßt. Besonders gut stimmt die charakteristische Skulptur der Gehäuseoberfläche überein. Die systematische Stellung von *H. marcida* ist noch unklar, möglicherweise reiht sie sich aber in die Gattung *Canariella* ein.

39: In der älteren Literatur noch zu den Endodontidae gerechnet (*Discus*, *Irus*), stellt sie Pilsbry (1895) in der Gattung *Hygromia* (Helicidae, Hygromiinae). Ob die Art dort hingehört, erscheint fraglich. Eine Beziehung zur Gattung *Canariella* ist eher in Betracht zu ziehen, läßt sich aber nur anhand des Gehäuses nicht sicher nachweisen.

40—42: Eine Revision der Gattung *Theba* ist von niederländischen Kollegen (Gittenberger u.a.) in Angriff genommen. Möglicherweise sind die hier angeführten nominellen Taxa anders zu bewerten.

43—96: Eine Revision der (Groß-) Gattung *Hemicycla* ist dringend erforderlich und durch spanische Kollegen (Ibañez, Alonso u. a.) sowie den Autor bereits in Angriff genommen. Wahrscheinlich wird sich anhand anatomischer Merkmale eine stärkere subgenerische, wenn nicht sogar generische Auftrennung als notwendig erweisen. Eine Grobeinteilung nach conchologischen Merkmalen wurde zwar bereits von früheren Autoren vorgenommen („*Leptaxis*", „*Macularia*", „*Iberus*", *Hemicycla*), diese hält aber modernen systematischen Ansichten nicht stand. Odhner (1931) unterscheidet nach der Oberflächenskulpur der Gehäuse drei Artengruppen. Ob sich sein Konzept auch taxonomisch umsetzen läßt, erscheint nach ersten anatomischen Befunden zweifelhaft.

Die Vielzahl der hier aufgelisteten fossilen/subfossilen Taxa wird sich bei einer Revision auf wesentlich weniger Arten reduzieren, ein Teil wird sich als Name für Insel- oder Epochalrassen herausstellen und herabgestuft werden und viele — darunter besonders Taxa von Mabille — werden sich als Synonyme erweisen. Teilweise wurde dies schon von Gude (1897) und Odhner (1931) dargelegt.

In einigen Fällen ist es noch nicht einmal sicher, ob die Arten in die Unterfamilie der Helicinae gehören. Dies gilt z. B. für *digna* Mousson und *berkeleyi* Lowe. Auf letzteres weist auch Odhner (1931) hin.

Die Angaben des Vorkommens von *H. malleata* (Férussac 1821) auf Gran Canaria bei Rothpletz & Simonelli (1890) beziehen sich auf *glasiana* Shuttl.

97: Diese Art geben Rothpletz & Simonelli (1890) aus einem Mergel der Playa de Confital (La Isleta, Gran Canaria) an. Offenbar handelt es sich um Gehäuse von Tieren, die erst nach der Inbesitznahme Gran Canarias durch die Spanier hierhergelangt sind. Ein echter fossiler Nachweis dieser — zu Speisezwecken — anthropochor weit verbreiteten Art ist nicht zu erwarten.

Untersuchtes Material

Vorbemerkungen. Durch die Aufsammlungen von Rainer Hutterer, Bonn, aus den Jahren 1981 bis 1984 liegen Landgastropoden von insgesamt 19 Fundorten auf 6 Kanarischen Inseln vor. Dabei stammen Gehäuse von 12 Fundorten auf den Inseln Tenerife, La Gomera und El Hierro aus Thanatozönosen, in denen zum Teil fossile oder subfossile Reste von Wirbeltieren — hauptsächlich Eidechsen — nachgewiesen wurden. Die Malakofauna dieser Fundstellen (vgl. Abb. 1) deren Lage, Geologie und Stratigraphie bei Hutterer (dieses Heft) nachzulesen ist, wird im folgenden genauer dargestellt. Dabei ist zu beachten, daß der Bearbeiter die Fundorte nicht aus eigener Anschauung kennt und die Aufsammlungen nicht streng nach stratigraphischen Gesichtspunkten erfolgt sind, was vielfach auch nicht möglich oder sinnvoll war.

Häufigkeitsangaben sind allgemein gehalten, wobei in vereinzelt (v), häufig (h) und sehr häufig (hh) differenziert ist. Diese Einteilung wurde vorgenommen, um einen Eindruck von der relativen Häufigkeit einzelner Arten zu vermitteln. Eine genaue Angabe von Individuenzahlen erschien nicht sinnvoll, da der Umfang der Gesamtproben an den einzelnen Fundorten sehr unterschiedlich war, keine selektiven Methoden zur Ermittlung des Fossilgehaltes unterschiedlicher Korngrößenklassen durchgeführt wurden und dem Bearbeiter nicht von allen Fundorten das vollständige Material zur Bearbeitung vorlag. Darüberhinaus ist zu beachten, daß die Ablagerungsbedingungen an den einzelnen Fundorten unterschiedlich waren. Durch den verschiedenstarken Grad der natürlichen „Vorsortierung" ist die Artenzusammensetzung somit nicht vergleichbar. Generell ist ein Fehlen kleinerer Arten an den meisten Fundorten auffallend. Wenn solche nachgewiesen wurden, stammen sie aus der Rohbodenfüllung größerer Arten.

Als Vergleichsmaterial standen von den meisten Taxa determinierte Serien aus dem Senckenberg-Museum Frankfurt (SMF) und dem Muséum nationale d'histoire naturelle Paris (MNHNP) zur Verfügung. Darunter befanden sich auch Syntypen oder Paratypen zu den meisten Taxa von O. Boettger (SMF) Férussac und Mabille (MNHNP) sowie einzelner Arten von Mousson (SMF), Grasset, Morelet, Orbigny, Shuttleworth und Webb & Berthelot (MNHNP).

Belege zu den festgestellten Arten befinden sich in der Sammlung Hutterer (Bonn), im SMF und in der Sammlung Groh (Darmstadt).

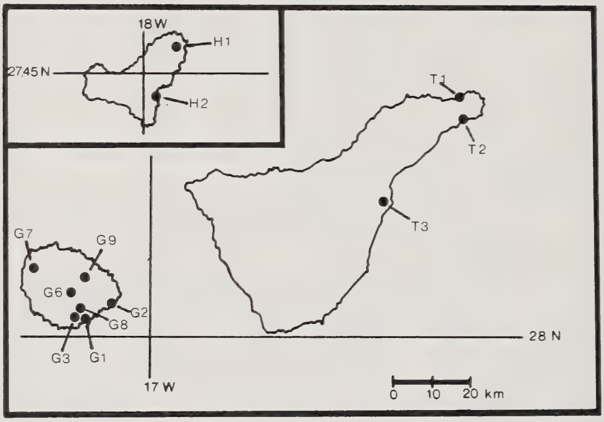


Abb. 1: Lage der im Text erwähnten Fundorte auf Tenerife, La Gomera und El Hierro. Zeichnung: Museum A. Koenig.

Die Faunen im Einzelnen:

Fundort T 1: Tenerife, Costa de El Draguillo, IV. 1984.

1. *Pomatias canariense* var. *adjunctus*,
   v; meist Fragmente, 1 Stück mit Glanz.
2. *Pomatias canariense* var. *raricosta*,
   h; große dickwandige Formen.
3. *Truncatellina atomus*,
   v; meist nur Fragmente, aus Rohbodenfüllung gesiebt.
4. *Leiostyla taeniata*,
   1 Stück; mit Glanz und Farberhaltung, aus Rohbodenfüllung gesiebt.
5. *Napaeus* cf. *tabidus*,
   1 Fragm.; verfestigte Rohbodenfüllung.

6. *Vitrea contracta*,
   v; teilweise mit Glanz.
7. *Gibbulinella dealbata*,
   v; große und kleine („*minor*") Formen, z. T. mit Glanz.

(8.) *Monilearia phalerata* (Webb & Berthelot 1833),
h; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

(9.) *Helicella (Xerotricha) apicina* (Lamarck 1822),
hh; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

10. *Canariella afficta*,
    h; zum größten Teil mit Glanz.
11. *Canariella* cf. *fortunata*,
    1 Fragm.; mit schwachem Glanz, aus Rohbodenfüllung gesiebt.
12. *Hemicycla consobrina*,
    v; teilweise stark korrodiert, teilweise mit Farberhaltung.
13. *Hemicycla poucheti* s.lat.,
    hh; selten mit verhärteter Rohbodenfüllung, häufig mit starker Korrosion und schwacher Farberhaltung, teilweise mit sehr guter Farberhaltung und Glanz. Die sehr variable Art ist in älteren Schichten größer und erscheint dickwandiger. 1 vollständig erhaltener Liebespfeil in der Rohbodenfüllung.

Eine umfangreiche, offensichtlich über einen langen Zeitraum abgelagerte Thanatozönose, in der die ältesten Stücke mit stark verhärteter Rohbodenfüllung eine Umkristallisation der Schale zeigen. Dies ist bei *H. poucheti* der Fall, einer Art, die durchgängig von den jüngsten bis zu den ältesten Schichten vertreten zu sein scheint. Anhand von Gehäuseerhaltung und -größe lassen sich leicht zwei unterschiedlich alte Gruppen unterscheiden (vgl. Tab. 1). Interessant ist weiterhin das syntope, eventuell sogar synchrone Vorkommen von zwei „Varietäten" der Landdeckelschnecke *P. canariense*. Dies spricht zumindest für zwei ökologische Rassen. Weiterhin ist auch bei *G. dealbata* ein Gehäusepolymorphismus festzustellen. Ähnlich wie Odhner (1937) es für die interinsuläre Variabilität dieser Art angibt, kommen hier an einem Fundort großwüchsige Exemplare (7 Umgänge, H = 16.5, Br = 7.7 mm) und kleinwüchsige Exemplare vor (6.2 Umgänge, H = 12.6, Br = 6.5 mm). Dabei haben die offensichtlich älteren Gehäuse ein um bis zu 57 % größeres Volumen.

Fundort T 2: Tenerife, San Andres, IV. 1984.

1. *Pomatias canariense* var. *adjunctus*,
   v; kleine dickwandige Form, korrodiert.

(2.) *Monilearia phalerata* (Webb & Berthelot 1833),
h; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

3. *Caracollina lenticulata*,
   v; 1 Stück mit Glanz.
4. *Hemicycla plicaria*,
   v; große, stark gekielte Formen, stark korrodiert.

(5.) *Hemicycla* cf. *invernicata*,
1 Fragm.; mit Glanz und Farberhaltung, wahrscheinlich rezent.

Eine kleine Thanatozönose, die über einen längeren Zeitraum abgelagert wurde. Am auffälligsten ist eine dünnwandige, stark gekielte und schwach skulpturierte Form von *H. plicaria*. Die dürfte auch die Art sein, die — eventuell gemeinsam mit *P. canariense* — am frühesten abgelagert wurde.

Fundort T 3: Tenerife, Malpais de Güimar, IV. 1984.

1. *Pomatias canariense* var. *adjunctus*,
   hh; mittelgroß bis große Formen, meist mit Farberhaltung und Glanz.
2. *Napaeus tabidus*,
   v; teils korridiert, teils mit Farberhaltung und Glanz.

(3.) *Monilearia phalerata*,
v; nach Glanz und Farberhaltung offensichtlich rezent.

4. *Caracollina lenticula*,
   hh; große Formen, teilweise mit Glanz.
5. *Canariella fortunata*, hh; teilweise mit Glanz.
6. *Hemicycla bethencourtiana*,
   hh; teilweise mit Farberhaltung.

Eine in ihrem relativen Alter einheitliche, vor nicht allzu langer Zeit abgelagerte Thanatozönose.

Fundort H 1: El Hierro, 1 km westlich von Valverde, VII. 1982.

1. *Napaeus bertheloti*,
   v; schlanke Formen, teilweise mit Farberhaltung und Glanz.

(2.) *Monilearia* aff. *persimilis* (Shuttleworth 1852),
1 juv. Stück; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.
(3.) *Caracollina lenticulata*,
h; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

4. *Hemicycla hierroensis*,
   v; mit Farberhaltung und Glanz.

Eine in ihrem relativen Alter einheitliche, vor nicht allzu langer Zeit abgelagerte Thanatozönose.

Fundort H 2: El Hierro, Südküste, Straßenaufschluß beim Parador, VII. 1982.

1. *Napaeus bertheloti*,
   v; breite Formen, teilweise mit Glanz.
2. *Canariella*? aff. *multigranosa*,
   1 Fragm.; mit Glanz. Möglicherweise eine neue Art.
3. *Hemicycla hierroensis*,
   hh; mit schwacher Farberhaltung.

Eine in ihrem relativen Alter einheitliche, vor nicht allzu langer Zeit abgelagerte Thanatozönose. Anhand des Auftretens einer voluminöseren, breiten Form von *N. bertheloti* ist sie möglicherweise älter als die Fauna bei H 1.

Fundort G 1: La Gomera, Barranco de Chinguarime, II. 1981 und VII. 1982.

1. *Pomatias laevigatus*,
   h; relativ dünnwandig, korrodiert.
2. *Napaeus bertheloti*,
   v; breitere Formen, korrodiert.
3. *Vitrea contracta*,
   1 Ex.; aus Rohbodenfüllung gesiebt, mit Glanz.
5. *Canariella discobolus*,
   v; stark gerippte Formen, teilweise mit Glanz.

(6.) *Caracollina lenticulata*,
v; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

(7.) *Monilearia* ? *mirandae* (Lowe 1861)
v; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.
8. *Hemicycla moussoniana*,
hh; große Formen, korrodiert.
9. *Hemicycla* cf. *distensa*,
v; korrodiert.
10. *Hemicycla merita*,
h; mit Farberhaltung und teilweise mit Glanz.
11. *Hemicycla fritschii*,
hh; große Formen, korrodiert.

Geringer Korrosionsgrad und gute Farberhaltung sprechen für ein relativ geringes Alter der Thanatozönose; eventuell gleich alt wie die älteren Schichten von G 2.

Fundort G 2: La Gomera, Barranco de Machall, VIII. 1982.

1. *Pomatias laevigatus*,
hh; korrodiert.
2. *Truncatellina atomus*,
v Fragmente; aus Rohbodenfüllung gesiebt.
3. *Napaeus bertheloti*,
v; gedrungenere, korrodierte und schlankere, teilweise glänzende Formen.
(4.) *Monilearia* ? *mirandae*,
v; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.
5. *Canariella discobolus*,
v; mit Glanz.
6. *Hemicycla moussoniana*,
hh; teilweise mit Farberhaltung und selten auch Glanz. Ein weitgehend intakter Liebespfeil aus der Rohbodenfüllung (Abb. 2).
7. *Hemicycla* cf. *quadricincta*,
h; z. T. mit schwacher Farberhaltung, korrodiert.
8. *Hemicycla fritschii*,
v; teilweise mit Farberhaltung und selten auch Glanz.

Eine Thanatozönose, die über einen längeren Zeitraum abgelagert wurde. Einen Hinweis darauf liefern zwei unterschiedliche Formen von *N. bertheloti* mit verschiedenem Erhaltungszustand.

Fundort G 3: La Gomera, Barranco de Santiago, VIII. 1982.

1. *Pomatias laevigatus*,
v; stark korrodiert.
2. *Napaeus bertheloti*,
v; korrodiert.
3. *Gibbulinella dealbata*,
v; kleine Formen („*minor*"), teilweise mit Glanz.
4. *Canariella discobolus*,
v; stark gerippte Formen, teilweise mit Glanz.
5. *Caracollina lenticulata*,
v; stark korrodiert.
6. *Hemicycla moussoniana*,
hh; stark korrodiert.
7. *Hemicycla fritschii*,
v; teilweise mit schwacher Farberhaltung, korrodiert.

8. „*Helix*" cf. *marcida*,
   1 Fragm.; stark korrodiert.

(9.) *Hemicycla distensa*,
   v; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

Auch diese Thanatozönose wurde über einen größeren Zeitraum hinweg zusammengeschwemmt. Dieser dürfte jedoch kürzer sein als bei G 2.

Fundort G 6: La Gomera, Benchijigua, VII. 1982.

1. *Hemicycla moussoniana*,
   h; korrodiert.
2. *Hemicycla fritschii*,
   hh; teilweise mit Farberhaltung und Glanz.
3. *Hemicycla quadricincta*,
   hh; teilweise mit Farberhaltung und Glanz.
4. *Hemicycla distensa*,
   1 Stück; mit Farberhaltung und Glanz.

(5.) *Otala lactea*,
   hh; nach Farberhaltung und Glanz offensichtlich rezent.

Mit Ausnahme von *H. moussoniana* dürften die Arten in dieser Thanatozönose innerhalb eines kurzen Zeitraums vor relativ kurzer Zeit abgelagert worden sein.

Fundort G 7: La Gomera, Alojera, VIII. 1982.

1. *Napaeus bertheloti*,
   v; schlanke Form, teilweise mit Glanz.
2. *Hemicycla semitecta*,
   v; teilweise mit Farberhaltung und Glanz.

Der geringe Korrosionsgrad und die gute Farberhaltung sprechen für ein relativ junges Alter dieser kleinen Thanatozönose.

Fundort G 8: La Gomera, Tal westlich des Barranco de Chinguarime, etwa 2 km landeinwärts, II. 1981.

1. *Pomatias laevigatus*,
   hh; stark korrodiert.
2. *Napaeus bertheloti*,
   v; schlanke Form, teilweise mit Glanz.
3. *Caracollina lenticulata*,
   v; korrodiert.
4. *Canariella discobolus*,
   v; stark geripte Formen, korrodiert.
5. *Canariella ? multigranosa*,
   v; stark korrodiert.
6. *Hemicycla moussoniana*,
   v; stark korrodiert.
7. *Hemicycla distensa*,
   hh; größere, stark gestreifte Formen, stark korrodiert und kleinere Formen mit Farberhaltung und teilweise mit Glanz.
8. *Hemicycla fritschii*,
   v; stark korrodiert.

Eine größere, offensichtlich über einen langen Zeitraum abgelagerte Thanatozönose. Dies ist besonders gut an *H. distensa* zu erkennen, die — ähnlich wie *H. poucheti* bei T 1 — leicht in ältere, größere und kleinere, jüngere Gehäuse zu trennen ist (vgl. Tab. 1). Für die Mehrzahl der festgestellten Arten ist ein höheres Alter anzunehmen.

Fundort G 9: La Gomera, 7 km nördlich von San Sebastian, II. 1981.

1. *Canariella* cf. *gomerae*,
   1 Stück; wesentlich kleiner als *C. discobolus*, korrodiert.
2. *Hemicycla fritschii*,
   v; kleiner und flacher als die Populationen von anderen Fundorten, korrodiert.
3. *Hemicycla planorbella*,
   h; teilweise mit Farberhaltung und Glanz.

Eine kleine Thanatozönose mit relativ geringem Alter. Zwei Arten sind auffallend kleinwüchsig.

Intraspezifische Variabilität: Von zwei Fundorten liegen größere Serien von *Hemicycla*-Arten vor, die offensichtlich über einen längeren Zeitraum abgelagert wurden. Es handelt sich um *H. poucheti* (s. lat.) von Fundort T 1 und um *H. distensa* von Fundort G 8. Wie bereits erwähnt, sind rezente und fossile Gehäuse nicht nur anhand des Korrosionsgrades und der Farberhaltung, sondern auch an der Größe (gemessen als größte Gehäusebreite) unterscheidbar. Wie Tabelle 1 zeigt, ist dieser Unterschied bei beiden untersuchten Arten hochsignifikant. Wenn die Differenzen in der Gehäusebreite auch recht gering wirken, so ist der daraus resultierende Volumenunterschied beträchtlich. Zur Vereinfachung wurde er nicht volumetrisch bestimmt, sondern theoretisch ermittelt. Dabei wurde angenommen, das Gehäuse habe die Form einer Halbkugel, was zwar nur grob näherungsweise stimmt, jedoch vergleichbare Werte in einer realistischen Größenordnung liefert. Die Volumendifferenz beträgt durchschnittlich etwa 15 bzw. 32 Prozent; d. h. die fossilen Vertreter der Spezies waren ⅙ bis ⅓ größer als ihre heute lebenden Artgenossen.

Tabelle 1: Größenvariabilität rezenter und fossiler Gehäuse zweier *Hemicycla*-Arten. Alle Maßangaben in mm, n = Anzahl vermessener Gehäuse, theoretisches Volumen unter Annahme einer Halbkugel errechnet.

Parameter	*Hemicycla poucheti* von Fundort T 1		*Hemicycla distensa* von Fundort G 8	
	fossil	rezent	fossil	rezent
n	20	15	12	8
max. Gehäusebreite	29.9	23.8	19.4	18.1
min. Gehäusebreite	23.6	22.0	18.2	16.6
mittl. Gehäusebreite	25.98	22.60	18.73	17.48
Standardabweichung (σ)	± 1.65	± 0.65	± 0.40	± 0.53
Δ Gehäusebreite (%)	+ 15.0	—	+ 5.4	—
Δ Gehäusevolumen (%)	+ 32.2	—	+ 14.8	—

Ähnliche Größenunterschiede kommen auch bei Vertretern der Gattungen *Pomatias*, *Gibbulinella* und *Napaeus* vor, jedoch ist von diesen nicht genügend Material vorhanden, um vergleichende biometrische Messungen durchführen zu können.

Neben der Größenvariabilität besitzen besonders die Arten der Gattung *Hemicycla* auch eine große Veränderlichkeit in der Form von Gehäuse und Mündung. Auf Tafel 1 sind zur Veranschaulichung dieser Problematik Syntypen von zehn fossilen Taxa abgebildet, die in die engste Verwandtschaft von *H. poucheti* (Fér.) (Taf. 1 Fig. 1a—c) gerechnet werden müssen. Wahrscheinlich werden sich im Zuge einer Revision, der hier nicht vorgegriffen werden soll, die meisten davon als Synonyme erweisen. Die hier abgebildeten Syntypen der Mabille'schen Taxa stammen ausschließlich aus kleinen Serien (1—5 Individuen), die teilweise in sich selbst keine konstanten Gehäusemerkmale aufweisen. Alle wurden in den Jahren 1877 und 1878 von dem Paläontologen Verneau aus fossilen Schichten am Anaga-Gebirge (N-Tenerife) geborgen und stammen vermutlich nur von wenigen Fundplätzen. Im Gegensatz zu den geringen Form- und Größenunterschieden sticht bei einigen Taxa die gezähnte und/oder stark kallös belegte Mündung ins Auge. Solche Zahnbildungen finden sich jedoch auch bei einem Teil der rezenten Gehäuse von *H. poucheti*, und die häufige Auflagerung von Mundsaumschichten spricht lediglich für ein höheres Alter der Individuen und ist damit zwangsläufig auf einen geringeren Anteil der Population beschränkt. In dem Material von T 1 lassen sich typologisch mit den meisten der abgebildeten Taxa Mabille's übereinstimmende Exemplare finden. Sie wurden daher als *H. poucheti* s. lat. bezeichnet.

Nomenklatorisch sind zu den auf Tafel 1 abgebildeten Taxa noch einige Anmerkungen notwendig. Alle dort abgebildeten Stücke werden hier als Lectotypen des jeweiligen Taxons designiert. Dafür wurden aus den verfügbaren Syntypenserien die Gehäuse ausgesucht, die entweder sicher oder wahrscheinlich die Originale zu den Tafelabbildungen bei Mabille (1884) darstellen, oder — wenn solche Originale nicht festzustellen waren — der Originalbeschreibung am besten entsprechen. Dabei ist hervorzuheben, daß bei den ursprünglichen Abbildungen der Taxa *idryta* und *callipona* offensichtlich die Nummern vertauscht wurden. Dem wurde hier in der Tafelerläuterung nomenklatorisch Rechnung getragen.

Bei dem Artnamen *poirrieri* Mabille 1882 handelt es sich um eine korrekte ursprüngliche Schreibweise nach Art. 32 a der IRZN. Hingegen handelt es sich bei der Schreibweise *poirieri* Mabille 1883 um eine ungerechtfertigte Emendation (Art. 33 a, ii), wodurch diese nicht nur zum jüngeren objektiven Synonym von *poirieri* sondern auch zum jüngeren primären Homonym von *Helix poirieri* Tapparone-Canefri 1878 wird. Demnach ist auch der Ersatzname für das vermeintliche Synonym — *justini* Mabille 1883 — ein jüngeres objektives Synonym von *poirrieri*. Der Artikel 23 wird nach Meinung des Bearbeiters nicht berührt, da alle drei Taxa — mit Ausnahme durch den Autor selbst (1884) —

nie mehr im Sinne des Abschnitts iii der Ergänzung 43 verwendet wurden. Entsprechend werden *poirieri* Mab. 1883 und *justini* Mab. 1883 als neue Synonyme aufgefaßt.

Alterseinschätzung: Zwar existieren auf den „Purpurarien" tertiäre Schichten mit einer bisher weitgehend unbekannten Landschneckenfauna (vgl. u a. Rothe 1966), doch sollen hier nur die Schichten und Ablagerungen betrachtet werden, aus denen alle bisher beschriebenen fossilen Landschneckentaxa stammen. Diese werden bereits von Mousson (1872) und Mabille (1884) dem Quartär zugerechnet. Ansonsten trägt die malakozoologische Literatur jedoch wenig zu diesem Problem bei.

So nehmen Rothpletz & Simonelli (1890) für landschneckenführende „Strandbildungen" bei S. Catalina (Gran Canaria) anhand einiger mariner Arten, die heute nicht mehr im Bereich der Kanaren vorkommen, ein diluviales Alter im oberen Quartär an. Für Sande und Mergel der Isleta (Gran Canaria) schließen sie auf ein „ganz jugendliche[s] Alter", da hier mit *Otala lactea* sogar eine Art abgelagert worden ist, die „wahrscheinlich erst vor einigen Jahrhunderten" auf diese Insel kam.

O. Boettger (1908) kommt bei der Einschätzung des Alters von meeresnah abgelagerten Schichten in einem Barranco bei Tegina (Tenerife), welche von Schultze (1908) stratigraphisch beschrieben werden, zu dem Schluß: „mindestens ein altdiluviales, ja vielleicht sogar ein jungpliocänes Alter". Odhner (1937) weist schließlich für Aufsammlungen Högboms aus dem Barranco de las Angustias (La Palma) mit einem mehr als 100 m mächtigen terrestrischen Sediment auf die Ähnlichkeit der Molluskenfauna in der oberen und unteren Schicht hin und schließt allgemein auf ein „postmiocene (thus pliocene or quaternary) age".

In allen Fällen wird das relativ frische Aussehen der Gehäuse betont und durch O. Boettger und Odhner auch auf die Größenunterschiede zwischen fossilen und rezenten Vertretern der gleichen Arten hingewiesen. Solche Größenunterschiede sind vermutlich klimatisch bedingt und treten auch bei Arten von anderen atlantischen Vulkaninseln auf (vgl. z. B. Hemmen & Groh [1984] für *Idiomela subplicata* auf Porto Santo).

Überhaupt bietet der Archipel der Madeiren vielleicht indirekt die Möglichkeit, Rückschlüsse auf das Alter der kanarischen Quartärablagerungen zu ziehen. Eigene Erfahrungen mit Vorkommen fossiler Landschnecken auf diesem Archipel (vgl. Groh & Hemmen 1984) zeigen, daß die Ablagerungsbedingungen auf beiden Inselgruppen ähnlich waren. Meist handelt es sich um kolluviale Hangschutte oder sekundäre Mulden- und Spaltenfüllungen, auf den Madeiren zudem um mächtige Äolinite. Letztere sind auf den Kanaren seltener.

Auch die Erhaltung der Gehäuse ist vergleichbar, auf den Kanaren sind sie vielleicht in etwas stärkerem Maße korrodiert.

Gleichzeitig gibt es auf beiden Archipelen pleistozäne Strandterrassen (vgl. Kreijci-Graf 1961), deren spärlich bekannter Fossilgehalt auf eine ähnliche Fauna schließen läßt. Möglicherweise sind diese Strandterrassen also in der gleichen erdgeschichtlichen Periode entstanden und somit gleich alt.

Während von den Kanaren jedoch keine exakten oder auch nur annähernde Datierungen dieser Schichten vorliegen (Fritsch 1878; Fritsch & Reiss 1868; Klug 1968; Mitchell-Thomé 1974, 1976), sondern nur von Quartär oder Jungpleistozän die Rede ist, liegen für den Archipel von Madeira C^{14}-Altersbestimmungen vor. Die Datierung einer pleistozänen Strandterrasse auf Porto Santo durch Lietz & Schwarzbach (1971) ergab Alter zwischen $\geqq$ 39 500 und $\geqq$ 43 000 [nicht 430 000!] Jahren. Sie stellten diese marinen Konglomerate deswegen in den Zeitraum der mediterranen Thyrren-III- bzw. der marokkanischen Ouljan-Stufe [ca. 75 000—90 000 Jahre]. Dabei lassen sie „bewußt offen, ob diese Terrasse in das ausklingende letzte Interglazial zu stellen ist oder ob sie ein eigenständiges Interstadial innerhalb des Würm-Glazials darstellt". Landschneckengehäuse aus Äoliniten oberhalb dieser Strandterrasse ergaben C^{14}-Alter von 13 480 bzw. 21 570 Jahren.

Unter der Prämisse ähnlicher Verhältnisse auf den Kanaren müßte man daher von einem maximalen Alter der Strandterrasse(n) von ca. 90 000 Jahren ausgehen. Da die Fundstellen quartärer Landschnecken immer über diesen Strandterrassen liegen oder nur in einzelnen Fällen bis in diese hineinreichen, kann man davon ausgehen, daß sie höchstens ein jungpleistozänes, in vielen Fällen sogar nur holozänes Alter besitzen.

Die Einschätzung des relativen Alters der Fundstellen von R. Hutterer sieht daher nach Meinung des Bearbeiters wie folgt aus:

A. Junge Fundstellen: T 1 (zum kleineren Teil), T 2, T 3, H 1, G 2, (zum Teil), G 7.
Kriterien: geringe oder keine morphologische Differenz zu rezenten Gehäusen; Farberhaltung; wenig korrodierte Oberfläche, zum größten Teil noch mit Glanz.
Vermutetes Alter: wenige bis einige Jahrhunderte; Jung-Holozän.

B. Mittelalte Fundstellen: T 1 (hauptsächlich), H 2, G 1, G 2 (zum Teil), G 3, G 6, G 8, G 9.
Kriterien: erkennbare morphologische Differenzen zu rezenten Gehäusen; keine großflächige Farberhaltung; deutlich korrodierte Oberfläche, nur selten mit Glanz.
Vermutetes Alter: viele Jahrhunderte bis einige Jahrtausende; Holozän bis Jung-Pleistozän.

C. Alte Fundstellen: T 1 (zum kleinen Teil).
Kriterien: erkennbare morphologische Differenzen zu rezenten Gehäusen; keine Farberhaltung; stark korrodierte oder bereits umkristallisierte Oberfläche; häufig stark verfestigte Rohbodenfüllungen.
Vermutetes Alter: Viele Jahrtausende bis einige Jahrzehntausende; Jungpleistozän.

Paläoklimatische Deutung: Die klimatischen Bedingungen zur Zeit der Ablagerung der kanarischen Quartärmollusken sind aufgrund des Artenspektrums nur schwer rekonstruierbar. Dies liegt daran, daß selbst über die häufigeren rezenten Arten bisher nahezu keine autökologischen Daten bekannt sind.

Man kann jedoch, Schlickum & Strauch (1971, 1979) folgend, annehmen, daß bestimmte Oberflächenstrukturen der Gehäuse und der Grad ihrer Ausbildung etwas über die Niederschlagsverhältnisse aussagen können. So fand Rensch (1932), daß eine Runzelbildung für sommertrockene Gebiete charakteristisch sein kann.

Unter dem untersuchten Material sind solche Oberflächenskulpturen bei einigen Arten besonders stark ausgeprägt. Besonders auffällig stärker gerippt bzw. gestreift sind die Arten *C. discobolus* und *H. distensa* von Fundort G 8. Dies läßt möglicherweise darauf schließen, daß die älteren Schichten dieser Fundstelle während eines trockeneren Klimas als heute abgelagert wurden.

Auch die von einigen Untersuchern (Rensch 1932, Terentjev 1970) festgestellte Proportionalität zwischen der Gehäusegröße von Landgastropoden und dem Klima läßt sich zwar nicht generell übertragen, liefert aber Interpretationshilfen. Dabei geht der Bearbeiter davon aus, daß die größten Formen in einem spezifischen Klimaoptimum ausgebildet werden. Dieses kann für einzelne Arten oder Gattungen im Bereich der Kanarischen Inseln durchaus auch bei kühleren Temperaturen gelegen haben (vgl. Hemmen & Groh 1984 für *I. subplicata* auf Porto Santo). So nehmen Lietz & Schwarzbach (1971) für den atlantisch-mediterranen Raum im Jungpleistozän eine um ca. 5° kühlere Temperatur an als heute, wobei sie auf $0^{18}/0^{16}$-Messungen von Emiliani u. a. verweisen.

Möglicherweise läßt daher das Auftreten von voluminöseren Formen bei den Fundstellen T 1 (mittelalte Fraktion), T 2, T 3, H 2, G 1, G 2 und G 8 auf ein kühleres Klima zur Zeit der Ablagerung schließen.

Schließlich weisen Schlickum & Strauch (1979) darauf hin, daß feste, dickwandige Gehäuse auf ein trockenwarmes Klima hindeuten. In einigen Problemen des untersuchten Materials sind die Gehäusewandungen einzelner Arten deutlich dicker als bei rezenten Vergleichsstücken. Dies wurde u. a. an den Fundorten T 1, T 2 und G 8 für *Pomatias*- und *Hemicycla*-Arten festgestellt.

Untergattung *Nesiberus* Haas 1934.

Angeregt durch den Fund eines Liebespfeiles in der Rohbodenfüllung einer „*Helix*" *moussoniana* (Abb. 2) von der Fundstelle G 2 wurde untersucht, inwieweit die bisher angenommene systematische Stellung dieser Art zutrifft. Die abgekürzte Synonymieliste sieht wie folgt aus:

† *Hemicycla* (s. lat.) *moussoniana* (Wollaston 1878)

1872 *Helix* (*Macularia*) *adonis* Mousson, Révis. faune malac. Canaries: 71, T. 6 F. 1 (non *Helix adonis* Angas 1869).

1878 *Helix* (*Macularia*) *moussoniana* Wollaston, Test. Atlantica: 337.
1897 *Otala moussoniana*: Gude, Proc. malac. Soc. London: 2: 19.
1934 *Iberus* (*Nesiberus*) *moussoniana*: Haas, Arch. Moll., 66 (6): 355.

Nachdem *moussoniana* also zunächst zur Gattung *Macularia* Albers 1850 und später zur Gattung *Otala* Schuhmacher 1817 (= *Archelix* Albers 1850) gerechnet wurde, stellte sie Haas (1934) zu *Iberus* Montfort 1810 und hier in die neue Untergattung *Nesiberus.*

Die Notwendigkeit zur Aufstellung dieser Untergattung sah Haas darin, daß die 1924 von Bofill & Aguilar-Amat beschriebene *Helix* (*Archelix* ?) *pythiusiensis* von den Islas Bledas bei Ibiza (Pythiusen) nicht zur Gattung *Otala* gerechnet werden kann. Vielmehr schlägt er sie *Iberus* zu, wo sie jedoch eine conchologische Sonderstellung einnimmt, was die Aufstellung eines neuen Subgenus gerechtfertigt erscheinen läßt. Dessen Typusart ist *pythiusiensis.* Gleichzeitig glaubt Haas aber auch eine weitgehende conchologische Übereinstimmung zwischen dieser Art und *moussoniana* von Gomera zu erkennen, weshalb er letztere in die neue Untergattung mit einreiht.

Eigene Untersuchungen an Gehäusen beider Taxa ergaben jedoch recht gravierende conchologische Unterschiede (vgl. Tabelle 2), nach denen eine generische oder gar subgenerische Verwandtschaft kaum glaubhaft erscheint. Vielmehr zeigt sich, daß *„H."* *pythiusiensis* wohl dem Genus *Allognathus* Pilsbry 1888 angehört, der in E-Spanien, S-Frankreich und auf den Balearen beheimatet ist. Hier steht sie der Typusart, *A. graellsianus* (L. Pfeiffer 1848) [= *grateloupi* Graëlls 1846; non *Helix grateloupi* L. Pfeiffer 1842] conchologisch nahe. Auch *moussoniana* kann kaum zur Gattung *Iberus* gerechnet werden. Neben gehäusemorphologischen Unterschieden weicht der — hier erstmals bekannt gewordene — Liebespfeil von solchen der Gattung *Iberus* ab, bei denen nach Thiele (1931:718) meist zwei der vier Leisten am Rand verdickt sind. Gute Übereinstimmung findet sich hingegen mit dem Liebespfeil von *H. poucheti* von Fundort T 1 und den Abbildungen der Liebespfeile von *Hemicycla adansoni* (W. & B.) bei Hesse (1911), von *H. malleata* (Fér.) bei Krause (1895) und von *H. gaudryi* (Orb.) bei Odhner (1931), wenn auch bei letzterem die Krone stark schematisiert erscheint. Da auch gehäusemorphologische Merkmale nicht gegen

Tabelle 2: Conchologische Unterschiede zwischen „*Helix*" *pythiusiensis* und „*H.*" *moussoniana.*

Parameter	*pythiusiensis*	*moussoniana*
Gehäusebreite (mm)	20.5–22.0	30.0–38.0
Gehäusehöhe (mm)	ca. 15	ca. 23
Apex-Umgänge (n)	2.25	1.5
Protoconch-Skulptur	glatt	gekörnt und radiär gestreift
Teleoconch-Skulptur	schwach spiralig liniert (ca. 10/mm) radiär gestreift (ca. 6/mm)	ohne Spiralskulptur flach radiär gerippt (ca. 2/mm)

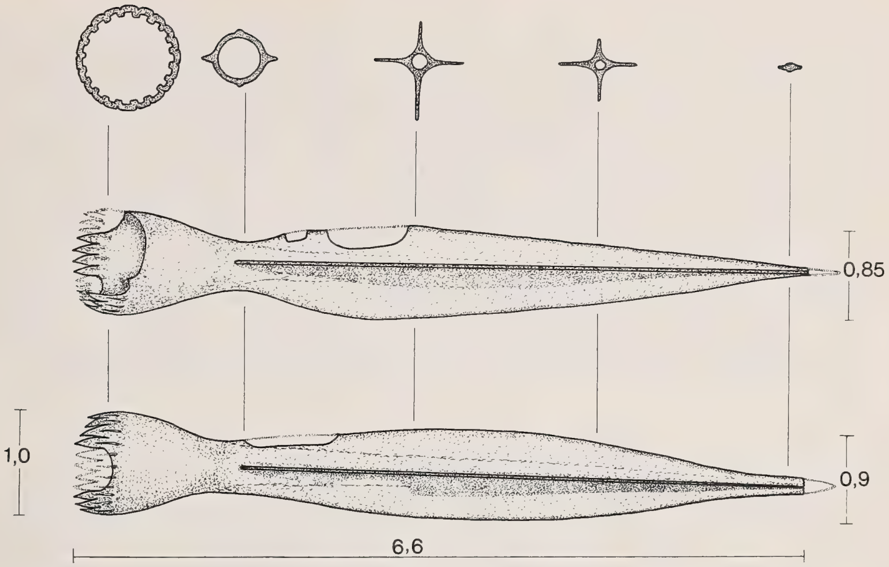


Abb. 2: Liebespfeil von *Hemicycla moussoniana* (Wollaston 1878), Lateral- und Dorsoventralansicht sowie optische Querschnitte in verschiedenen Bereichen. Alle Maße in mm. Zeichnung: K. Groh.

eine Zugehörigkeit zur Gattung *Hemicycla* s. lat. sprechen, sollte *moussoniana* solange zu dieser gerechnet werden, bis weitere Erkenntnisse über die Großgattung selbst vorliegen. *Nesiberus* Haas 1934 ist als neues Synonym von *Allognathus* und *Hemicycla* s. lat. zu werten.

Danksagung. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Rainer Hutterer (ZFMK Bonn), der mir das von ihm gesammelte Material in entgegenkommender Weise zur Bearbeitung überließ. Weiterhin danke ich den Herren Dr. Ronald Janssen (SMF Frankfurt) und Dr. Simon Tillier (MNHN Paris) für die großzügige Ausleihe von Material, und letzterem zusätzlich für die Erlaubnis, Syntypen zu photographieren und abzubilden.

Summary

Land snails from 12 localities of Quaternary vertebrates on Tenerife, El Hierro and Gomera (Canary Islands) are identified, and their age and the possible palaeoclimatic circumstances are discussed. — An annotated check-list of all Quaternary terrestrial Gastropoda known from this archipelago is presented. — The intraspecific variability of recent and fossil shells of two species of *Hemicycla* is shown. 10 syntypes of taxa described by Mabille and 1 described by Férussac are figured and designated as lectotypes. The nominate taxa *Helix poirieri* and *H. justini* Mabille 1883 are regarded as new synonyms of *H. poirrieri* Mabille 1882. — The dart of the extinct *„Helix" moussoniana* Wollaston 1878 is recorded and described for the first time; it requires a discussion of the taxonomic status of this species. *H. moussoniana* is transferred into the genus *Hemicycla*. Consequently, the subgenus *Nesiberus* Haas 1934 is regarded as a junior synonym of *Allognathus* Pilsbry 1888 as well as of *Hemicycla* Swainson 1840.

Resumen

Se determinan los gastrópodos terrestres de 12 localidades en que se habían encontrado lagartos del cuarternario de las islas Tenerife, El Hierro y Gomera (Islas Canarias). Se discute su edad y las posibles condiciones climáticas reinantes durante su sedimentación. — Se da además una lista actualizada de todos los taxones de gastrópodos terrestres conocidos del cuaternario del archipiélago la cual se comenta en forma crítica, — Por medio de la representación de la variación intraespecífica de especies de *Hemicycla* se demuestran 10 sintipos de taxones de Mabille y un sintipo de una especie de Férussac, los cuales son propuestos como Lectotipos. — Los taxones nominales como *Helix poirieri* y *H. justini* Mabille 1883 son considerados como sinónimos nuevos de *H. poirrieri* Mabille 1882. — Se trata de clarificar la posición sistemática de la especie cuaternaria *Helix moussoniana* Wollaston 1878 por medio de la primera representación de su dardo sexual. En relación a esto el subgénero *Nesiberus* Haas 1934 es considerado sinónimo con *Allognathus* Pilsbry 1888 y *Hemicycla* Swainson 1840, y por esto cancelado.

Literatur

Boettger, O. (1908): Liste der Mollusken aus einem Sande im Barranco von Tegina auf Tenerife (Canaren). — Z. dt. geol. Ges., Monatsber. 60 (8/10): 246—249; Berlin.

Férussac, D. de (1821): Tableaux systématiques des animaux mollusques.: I — Tableau de la famille des Limaces: 1—27; II — Tableau de la famille de Limaçons: 1—90; Paris (Didot).

Fritsch, K.v. (1878): Hierro. — Leopoldiana 14: 61—64; Dresden.

— & W. Reiss (1868): Geologische Beschreibungen der Insel Tenerife. — XVIII + 496 S.; Winterthur (Wurster & Co.).

Groh, K. (1983): Revision der Land- und Süßwassergastropoden der Kapverdischen Inseln. — Arch. Moll. 113 (1/6): 159—223. 4 Taf., 9 Tab., 13 Ktn.; Frankfurt/M.

— & J. Hemmen (1985): Beitrag zur quartären Molluskenfauna von Porto Santo (Madeira-Archipel). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 71: 7—15, 2 Tab., 2 Abb.; Frankfurt/M.

Gude, G.K. (1897): Description of a new species of *Vitrina*, and new froms of Helicidae, with a list of the helicoid shells hitherto found in the Canray Islands. — Proc. malacol. Soc. London 2: 15—22, 4 Abb.; London.

Haas, F. (1934): Kurze Bemerkungen, III. — Arch. Moll. 66 (6): 354—357; Frankfurt/M.

Hemmen, J. & K. Groh (1985): Die Gattung *Idomela* [sic!] stat. nov. auf Porto Santo. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 71: 17—26, 1 Taf., 3 Tab., 3 Abb.; Frankfurt/M.

Hesse, P. (1911): Die Anatomie einiger Arten des Genus *Hemicycla* Swainson. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 31: 76—82, Taf. 3; Frankfurt/M.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394; Bonn.

Klug, H. (1968): Morphologische Studien auf den Kanarischen Inseln. — Schr.-R. geogr. Inst. Univ. Kiel, 24 (3): 158 S.; Kiel.

Kreijci-Graf, K. (1981): Vertikal-Bewegungen der Makaronesen. — Geol. Rundsch. 51: 73—122, 14 Abb.; Stuttgart.

Lietz, J. & M. Schwarzbach (1971): Quartäre Sedimente auf der Atlantik-Insel Porto Santo (Madeira-Archipel) und ihre paläoklimatische Deutung. — Eiszeitalter & Gegenwart 22: 89—109, 10 Abb.; Öhringen/Württ.

Lowe, R.T. (1861): Diagnoses of new Canarian land-mollusca. — Ann. Mag. nat. Hist. (3) 7: 104—112; London.

Mabille, J. (1882): Molluscronm [sic!] novorum diagnoses succinatae, auctore... — Bull. Soc. philom. Paris (7) 6: 132—147; Paris.

— (1883a): Sur quelques espèces des mollusques terrestres. — Bull. Soc. philom. Paris (7) 7: 39—53; Paris.

— (1883b): Diagnoses testarum novarum. — Bull. Soc. philom. Paris (7) 7 115—132; Paris.

— (1884): Matériaux pour une faune malacologique des Iles Canaries. — Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. (2) 7: 201—284, Taf. 15—18; Paris.

— (1885): dto. Fortsetzung. — Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. (2) 8: 17—182; Paris.

Mitchell-Thomé, R.C. (1974): The sedimetary rocks of Macaronesia. — Geol. Rundsch. 63: 1179—1216, 6 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.

— (1976): Geology of the Middle Atlantic Islands. — Beitr. region. Geol. Erde 12: 382 S.; Berlin & Stuttgart (Borntraeger).

Mousson, A. (1872): Révision de la faune malacologique des Canaries. — Neue Denkschr. allg. schweiz. Ges. (3) 25 (1): 1—176, Taf. 1—6; Zürich.

Odhner, N.H. (1931): Beiträge zur Malakozoologie der Kanarischen Inseln. — Lamellibranchien, Cephalopoden, Gastropoden. — Ark. Zool. (K. sv. vet. Akad.) 23 A (14): 1—116, Taf. 1 + 2, 48 Textabb.; Stockholm.

— (1937): Little-known land mollusca from Madeira and La Palma (Canary Islands). — Proc. malacol. Soc. London 22 (6): 353—364, Taf. 18—20, 4 Textabb.; London.

Orbigny, A.d' (1839): Mollusques, Echinodermes, Foraminifères et Polypiers, recueillies aux Iles Canaries par Webb et Berthelot. — In: P. Barker-Webb & S. Berthelot: Histoire naturelle des Iles Canaries 2 (2): 5—152, Taf. 1-VII B [= 1—8]; Paris (Bethune).

Pacheco, E.H. (1910): Estudio geológico de Lanzarote y de las Isletas Canarias. — Mem. Real. Soc. Esp. Hist. nat. 6: 107—342, Taf. 14—19, 1 Kte.; Madrid.

Pilsbry, H.A. in W. Tryon (1893—1895): Manual of Conchology, Ser. 2 (Pulmonata), 9 (33—36): 366 S., 71 Taf.; Philadelphia.

Rensch, B. (1932): Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren (Ökologische Molluskenstudien I). — Z. Morph. Ökol. Tiere 25: 757—807; Berlin.

Rothe, P. (1966): Zum Alter des Vulkanismus auf den östlichen Kanaren. — Comm. phys.-math. Soc. Sci. Fennica 31 (13): 1—80, 5 Tab., 1 Kte., 14 Abb.; Helsinki & Helsingfors.

Rothpletz, A. & V. Simonelli (1890): Die marinen Ablagerungen auf Gran Canaria. — Z. dt. geol. Ges. 42: 677—736, Taf. 35 + 36; Berlin.

Schlickum, W.R. & F. Strauch (1971): Die neue Helicidengattung *Frechenia* aus dem westeuropäischen Pliozän. — Arch. Moll. 101: 145—157; Frankfurt/M.

— & — (1979): Die Land- und Süßwassermollusken der pliozänen Deckschichten der rheinischen Braunkohle. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 536: 144 S., 11 Taf., 1 Tab.; Frankfurt/M.

Schultze, M. (1908): Über ein Sediment auf Tenerife (Canaren). — Z. dt. geol. Ges., Monatsber. 60 (8/10): 243—246; Berlin.

Shuttleworth, R.J. (1852a): Diagnosen einiger neuen Mollusken aus den Canarischen Inseln. — Mitth. naturf. Ges. Bern 241/242: 137—146; Bern.

— (1852b): Diagnosen neuer Mollusken. — Mitth. naturf. Ges. Bern 260/261: 289—304; Bern.

— In: W. Backhuys [Hrsg.] (1975): Tabulae ineditae molluscorum insularum Canariensium. — 41 S., 8 Taf.; Krefeld (Goecke & Evers).

Terentjev, P.W. (1970): [Übersetzt: Climatic temperature influence upon the size of terrestrial mollusc's shells]. — Zool. Zhurnal 49: 5—10; Moskau [in russ. Sprache mit engl. Zusammenfass.].

Thiele, J. (1931, Nachdr. 1963): Handbuch der systematischen Weichtierkunde 1: 778 S., 782 Textabb.; Stuttgart (Fischer) [Amsterdam (Asher)].

Webb, P. Barker- & S. Berthelot (1833): Synopsis molluscorum terrestrium et fluviatilum quas in itineribus per insulas Canarias observarunt. — Ann. Sci. nat. 28: 307—326; Paris.

Wollaston, T.V. (1878): Testacea Atlantica or the land and freshwater shells of the Acores, Madeiras, Salvages, Canaries, Cape Verdes and Saint Helena. — 588 S.; London (Reeve).

Zilch, A. (1959—1960): Gastropoda, Euthyneura. — In: W. Wenz: Gastropoda. — Hb. Paläozool. 6 (2): 834 S., 2515 Abb.; Berlin (Borntraeger).

Klaus Groh, Georg-Spengler-Straße 23, D-6100 Darmstadt-Arheilgen.

Erklärungen zu Tafel 1

(Photos: K. Groh und Museum A. Koenig)

Fig. 1 a—c: *Hemicycla poucheti* (Férussac 1821); design. Lectotypus; Tenerife, MNHNP, ex Férussac ex Maugé.

Fig. 2: *Hemicycla hedonica* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. T. 18 F. 10, Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 3: *Hemicycla poirrieri* (Mabille 1882) = *justini* Mab. 1883 = *poirieri* Mab. 1883; design. Lectotypus [Orig. ? T. 18 F. 4, Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 4: *Hemicycla idryta* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. ? T. 18 F. 8 (sub *callipona!), Mab. 1884*]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 5: *Hemicycla helygaia* (Mabille 1882); design. Lectotypus; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 6: *Hemicycla verneaui* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. ? T. 18 F. 2, Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 7: *Hemicycla perrieri* (Mabille 1882); design. Lectotypus; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

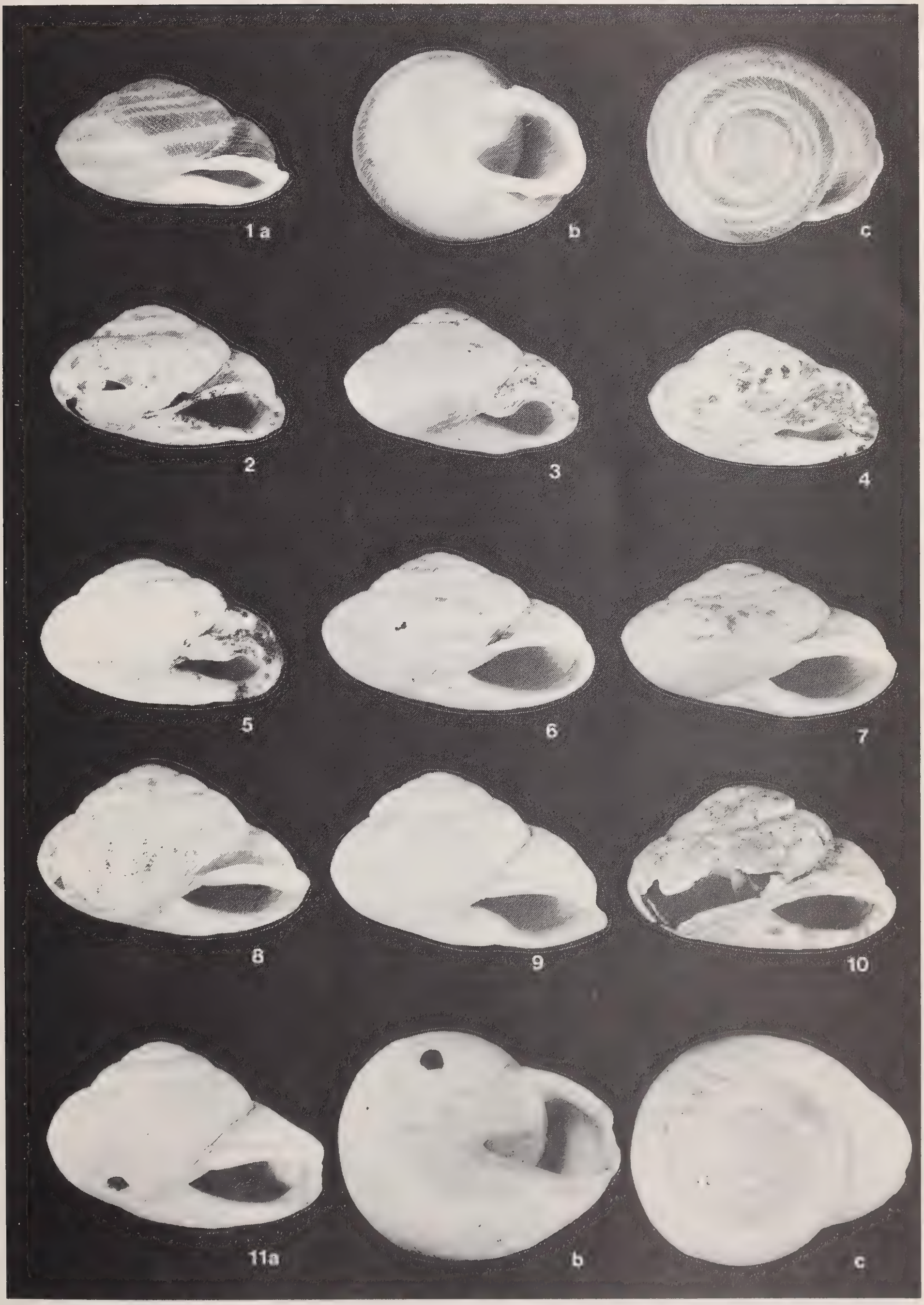
Fig. 8: *Hemicycla callipona* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. ? T. 18 F. 9 (sub *idryta* !), Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 9: *Hemicycla subgravida* (Mabille 1882); design. Lectotypus; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 10: *Hemicycla cocoplasta* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. T. 18 F. 13, Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Fig. 11 a—c: *Hemicycla glyceia* (Mabille 1882); design. Lectotypus [Orig. T. 18 F. 18, Mab. 1884]; Tenerife, Anaga-Geb., MNHNP ex Verneau.

Alle Abbildungen x 1,3-fach.


1a
b
c
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11a
b
c

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 417—427	Bonn, Oktober 1985

Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung

von

Werner Bings

Im Jahre 1982 besuchte ich die Kanareninsel Hierro ein zweites Mal, wobei sich mein Interesse wiederum auf die Rieseneidechsen richtete (vgl. Böhme & Bings 1975, 1977, Bings 1980).

Bevor ich 1975 *Gallotia simonyi* in der unzugänglichen Fuga de Gorreta (Risco de Tibataje) wiederauffand, schrieb Salvador (1971, 1974), daß man seit ihrer Erstbeschreibung im vorigen Jahrhundert und nach ihrem Verschwinden wenig über sie erfahren habe, und in Zukunft wohl noch weniger erfahren würde.

Seitdem konnte doch einiges in Erfahrung gebracht werden (Böhme & Bings 1975, 1977, Böhme et al. 1981, Martinez Rica 1982). Erst dadurch wurden Schutzmaßnahmen möglich, wie sie heute im Bereich der Fuga de Gorreta getroffen bzw. eingeleitet worden sind. Ich selbst konnte mich mehrfach mit Erfolg dafür einsetzen und hoffe, daß die Schutzmaßnahmen letztlich erfolgreich sein werden. Dazu dürften auch die Geländeeigenschaften von erheblicher Bedeutung sein (Abb. 1, 2).

Alte und neue Berichte über die Rieseneidechse

Meinen Inselaufenthalt nutzte ich, um alten und neuen Hinweisen auf das Vorkommen von *Gallotia simonyi* auf Hierro nachzugehen.

In der alten Literatur ist generell davon die Rede, daß Simonys Eidechse den Norden der Insel mit den Salmorfelsen und außerdem den Osten Hierros bewohnte (Fritsch 1867, Steindachner 1889, 1891, Boulenger 1891, 1920, Klemmer 1971, 1976).

Im Risco de los Herreños erschien mir der Barranco Los Caldones (vgl. Abb. 3), so genannt wegen seiner prachtvollen Bestände an Kandelabereuphorbien (*Euphorbia canariensis*), besonders interessant. Der Grund dafür ist seine abgeschiedene Lage hinter Las Playas und die Ähnlichkeit seiner Südabdachung mit dem Lebensraum der Eidechsen in der Fuga de Gorreta. Bei dem Erklettern dieser Abdachung sah ich, daß auch die Flora ähnlich ist. Insbesondere die von Martinez Rica (1982) als Futterpflanze erwähnte Lavendelart *Lavandula abrotanoides* ist hier sehr zahlreich. Meine Bemühungen auf drei Exkursionen waren jeweils durch starkes Windaufkommen beeinträchtigt und bislang nicht erfolgreich.

Es ist bemerkenswert, daß fast alle, auch die abenteuerlichsten, Geschichten über das Auftreten der Rieseneidechse sich innerhalb der Grenzen der genannten Gebiete im Norden und Osten der Insel abspielen. Ich möchte hier nur die mir in neuerer Zeit bekannt gewordenen erwähnen:

A. Canero und F. Peres Padron (1977) melden ein aktuelles Vorkommen in den Acantilados von Tiñor, das ist an der Nordostküste gelegen. Unser in diesen Basaltklippen angestellter Versuch, diese Meldung nachzuprüfen, bleibt wiederholungsbedürftig, da schon das einmalige Durchklettern dieses Barrancos eine Tagesleistung darstellt.

Der Hirte Don Juan Machin berichtet über ein vor ca. 20 Jahren erloschenes Vorkommen direkt oberhalb Fronteras am Fuße des Risco de Tibataje, südwestlich der Fuga. Aus diesem Bereich sind mir zwei weitere Hinweise bekannt. Der deutsche Entomologe A.M.J. Evers sah am Fuße der Fuga eine „etwa 300 bis 350 mm lange" Eidechse, die möglicherweise eine junge *G. simonyi* war (briefl. an W. Böhme, 21. 8. 1976). Im steilen Bereich des Risco, unterhalb des Aussichtspunktes, will ein spanischer Wehrpflichtiger bei einer Abseilübung auch eine Rieseneidechse gesehen haben. Letzteres deckt sich mit der Überzeugung des Hirten, wonach die Eidechsen in den Steilfelsen südwestlich der Fuga existiert, wo er sie früher, als er noch seinen Ziegen nachkletterte, regelmäßig gesehen hat.

Erwähnung findet auch die Gegend bei Sabinosa am Südwestende des nördlichen Risco. „Einem Ort, wo jemand hausen soll, der die Eidechsen dort heute noch fängt und ißt."

Für unzutreffend halte ich gegenwärtig Berichte, nach denen die Eidechsen früher auf dem nördlichen Hochplateau in Lavasteinmauern oberhalb des Risco bei Salmor vorgekommen sein sollen. Allenfalls könnte es sich dabei um Exemplare gehandelt haben, die früher aus dem Risco in dieses Lavagebiet verdrängt worden waren.

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß bisher alle Bemühungen, *Gallotia simonyi* an Orten außerhalb der Fuga de Gorreta aufzufinden, erfolglos waren. Wenden wir uns nun den Quellen zu, die diesen Schwierigkeiten nicht unterliegen.

Knochenfunde in Guanchen-Concheros und Höhlen

Nachdem Nettmann, Rykena und Bischoff 1978 im Südostteil Hierros, direkt hinter dem Parador, mittelalterliche Knochen von *Gallotia simonyi* fanden und darüber berichteten (Böhme et al. 1981), nahm ich mir vor, ebenfalls auf solche Fundstellen zu achten, um etwas mehr über die frühere Verbreitung der Eidechse zu erfahren. Dafür eignen sich besonders die Concheros, Abfallhaufen der Ureinwohner, der sogenanten Guanchen. Diese Concheros bestehen hauptsächlich aus den Schalen von Meeresschnecken und Muscheln, enthalten aber auch Fisch- und Säugetierknochen, sowie Reste von Eidechsen.

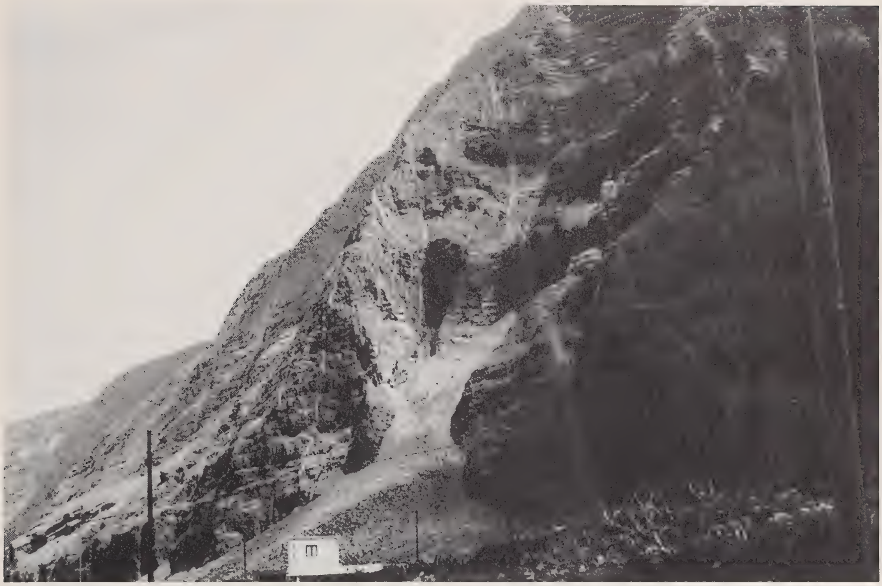
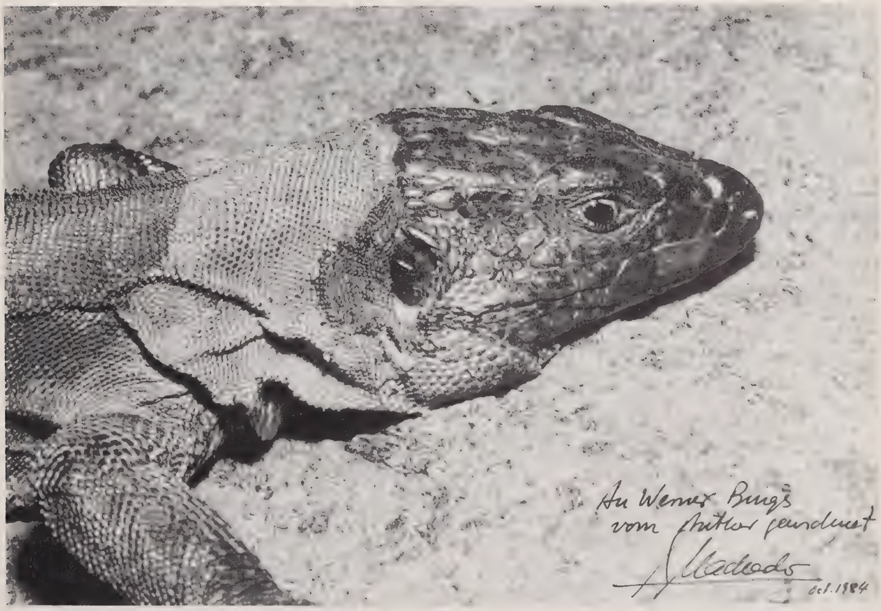


Abb. 1: Steilwand der Fuga de Gorreta, Hierro, letzte Zuflucht von *Gallotia simonyi*. — Foto: W. Bings.



An Werner Bings
vom Autor gewidmet
A. Machado
Oct. 1984

Abb. 2: *Gallotia simonyi* in der Fuga de Gorreta, Aufnahme von A. Machado, August 1984.

Meine Freunde auf Hierro wußten von einem Guanchen-Conchero in Guinea, dem wahrscheinlich ältesten, heute aber verlassenen Ort auf der Insel. Hier gelangen uns durch intensives Graben und Suchen eine Reihe von Funden (Abb. 4, 5). Die Fundschichten sind bisher nicht datiert, dürfen aber aus der Epoche des Mittelalters stammen, möglicherweise aus prähispanischer Zeit. Der Fund besteht aus 101 Einzelknochen von *Gallotia simonyi*, darunter beachtlich große Unterkiefer; das größte Dentale mißt 34.2 mm. Neben den Einzelknochen habe ich in Abb. 6 das 1975 erhaltene rezente Skelett zum Größenvergleich abgebildet. Vergleicht man den größten jetzt gefundenen Unterkiefer mit den entsprechenden Maßen am rezenten Skelett, so ergeben sich folgende Abmessungen:

a) rezentes Skelett; Pileuslänge 41 mm, Gesamtlänge KRS gleich 460 mm (nicht voll erwachsen; vgl. Böhme & Bings 1975: Abb. 1, 2).
b) Knochen von Guinea: Kalkulierte Pileuslänge 63.5 mm, Gesamtlänge KRS gleich 750—800 mm, letzteres bei einer Kopf-Rumpf-Länge von ca. 250 mm.

Die große Zahl von Resten adulter *Gallotia simonyi* in den Abfallhaufen der Ureinwohner spricht dafür, daß die Eidechsen ihnen als Nahrung dienten. Es spricht ebenfalls dafür, daß *Gallotia simonyi* früher in Gebieten vorkam, wo sie leichter zu erbeuten war, als sie es heute in der Steilwand der Fuga de Gorreta wäre.

Neben den Knochen der Eidechsen wurden Knochenfragmente von Ratten (*Rattus* sp.) und von Hauskatzen (*Felis silvestris*) gefunden (Determination: R. Hutterer). Sie belegen, daß diese potentiellen Freßfeinde der Echsen bereits zu einer Zeit auf Hierro vorkamen, als *Gallotia simonyi* noch sehr häufig war.

Concheros und Höhlen gibt es über die ganze Insel verstreut. Ich besuchte alle, deren Existenz ich in Erfahrung bringen konnte.

Im Ostteil der Insel, im oberen Bereich des dortigen Risco de los Herreños, nördlich Las Playas, wurde erst kurz vor meinem Besuch eine Guanchenhöhle mit interessanten Felszeichnungen entdeckt. Eine sorgfältige Nachforschung förderte jedoch keine Eidechsenknochen zu Tage.

In dem kleinen Barranco la Galga, oberhalb Puerto de la Estaca, wurde von Frau H. Köster in einer Höhle ein großer Unterkieferknochen von *Gallotia simonyi* gefunden, den ich einwandfrei identifizieren konnte. Der Fundort befindet sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Acantilados von Tiñor.

Im Süden der Insel gibt es einen ausgedehnten Conchero beiderseits der Straße nach La Restinga. Dieser enthält nur Muscheln, Schnecken, Ziegen- und Fischknochen. Da der Conchero mitten in der Lava liegt, hatte ich mit diesem negativen Ergebnis gerechnet.

Bei Virgen de los Reyes, oberhalb des nördlichen Risco und oberhalb Sabinosa, hinter der sturmgepeitschten Abdachung des Sabinar, liegt ein Höhlensystem mit einem Conchero in der Lava. Auch hier war der Befund negativ.

Größere Hoffnung knüpfte ich an die Untersuchung eines großen Concheros in Bahia de los Reyes. Dieser Platz befindet sich am südwestlichen Ende des Risco de Tibataje und im Bereich, aus dem die bereits erwähnten Erzählun-

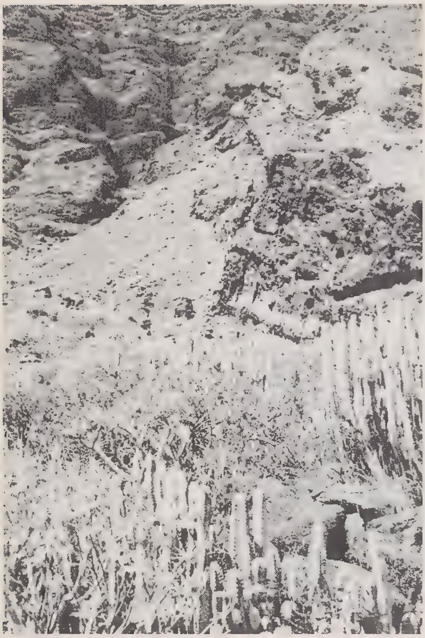


Abb. 3: Barranco los Caldones. — Foto: W. Bings.

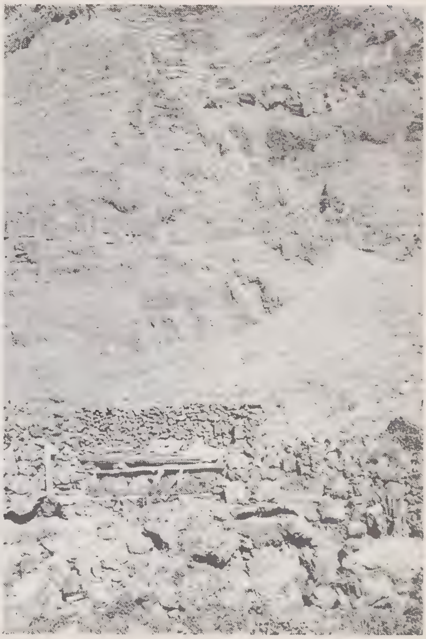


Abb. 4: Guinea mit Conchero, im Hintergrund die Fuga. — Foto: W. Bings.

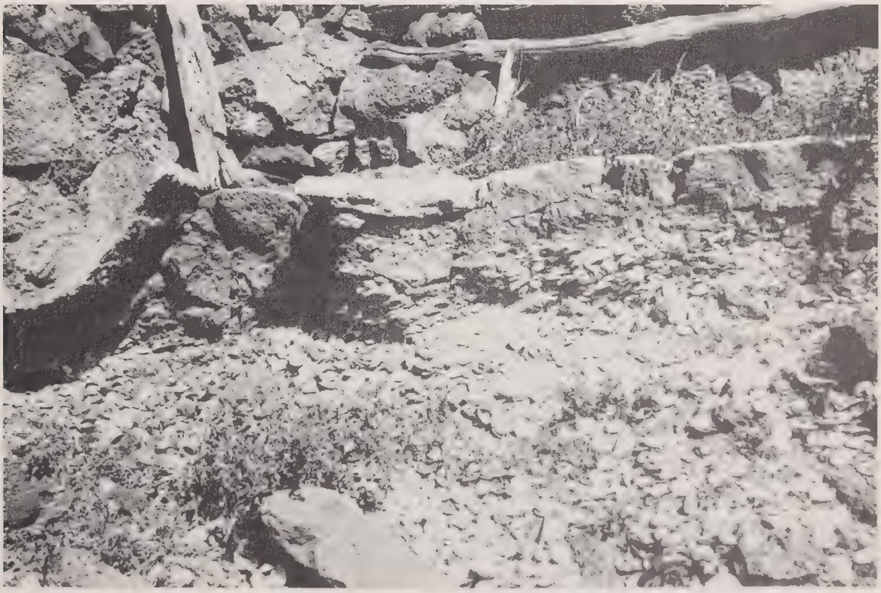


Abb. 5: Conchero Guinea, Fundstelle von Eidechsenknochen. — Foto: W. Bings.

gen stammen. Jedoch war auch hier das Suchergebnis bezüglich Eidechsenknochen negativ. Hier wäre eine intensive Weitersuche sinnreich aufgrund der folgenden Überlegungen.

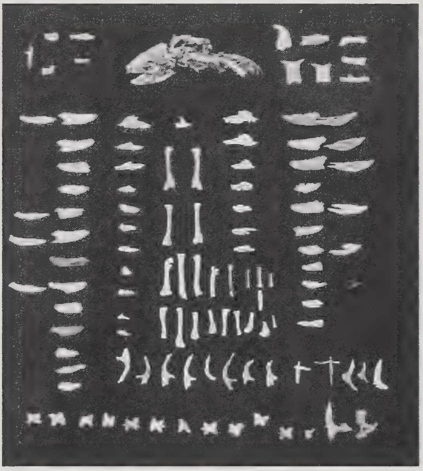


Abb. 6: Knochen von *Gallotia simonyi* aus dem Conchero von Guinea; oben rechts größter gefundener Unterkiefer; rezentes Skelett zum Größenvergleich. — Foto: W. Bings.

Schlußfolgerungen

Ich knüpfe an die Ausführungen in meiner Teneriffa-Arbeit (Bings 1980) über das Vorkommen von *Gallotia simonyi* auf alten Basalten an. In Anlehnung an eine geologische Karte Hierros in „Dumont, Kanarische Inseln" habe ich in der Karte (Abb. 7) die alten Basaltbereiche besonders hervorgehoben. Ferner wurden sämtliche in dieser Arbeit erwähnten Orte eingetragen. Es wird deutlich, daß es nachgewiesene Vorkommen von *Gallotia simonyi* nur im Bereich des Basaltes gab und gibt. Dies trifft, mit Ausnahme des Hochplateaus, auch auf alle nicht bestätigten Berichte zu. Es sieht so aus, als sei *Gallotia simonyi* auf Hierro früher wie heute an Basaltuntergrund gebunden und nicht in reine Lavabereiche vorgedrungen.

Wenn man an die Wiederansiedlung weiterer Populationen denkt (vgl. Anhang, sowie den Beitrag von Machado in diesem Heft), so möchte ich nach dem derzeitigen Kenntnisstand folgende Orte für die Wiederansiedlung vorschlagen:

1) Südabdachung des Barranco los Caldones,
2) Südabdachung des Risco de los Hereños,
3) Südabdachung des Barranco von Tiñor,
4) den kleinen Salmorfelsen, sowie
5) Südabdachung über Bahia de los Reyes.

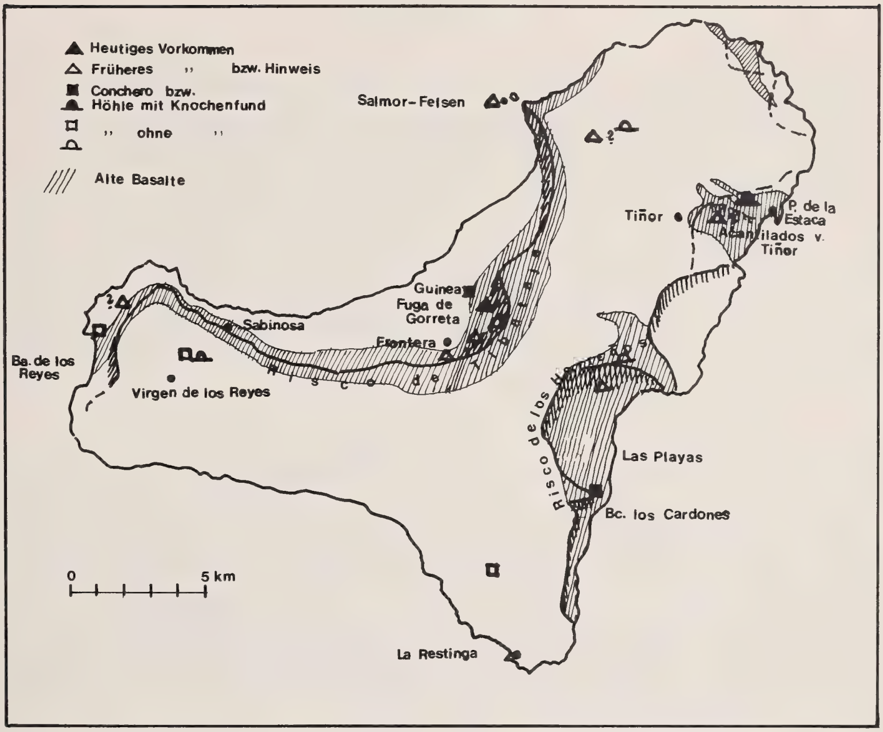

▲ Heutiges Vorkommen
△ Früheres ,, bzw. Hinweis
■ Conchero bzw.
▲ Höhle mit Knochenfund
□ ,, ohne ,,
//// Alte Basalte
Salmor-Felsen
Tiñor
P. de la Estaca
Acantilados v. Tiñor
Guinea
Fuga de Gorreta
Sabinosa
Frontera
Risco de
Ba. de los Reyes
Virgen de los Reyes
Risco de los H
Las Playas
Bc. los Cardones
0
5 km
La Restinga

Abb. 7: Funde von *Gallotia simonyi* auf Hierro.

Danksagung. Ich danke Herrn Dr. W. Böhme und Herrn Dr. R. Hutterer für Anregung und Information; ferner Frau H. Köster für den Nachweis des Kiefers vom Nordosten der Insel; Herrn U. Hoyer für den Hinweis auf den Conchero in Guinea; Herrn A. Machado für die Abbildung 2; und nicht zuletzt meiner Frau und meinem Sohn für wertvolle Unterstützung im Gelände an Ort und Stelle.

Summary

The cliff of Fuga de Gorreta on Hierro is the last retreat of *Gallotia simonyi*. During a visit of the island in 1982 the author followed old and new hints at the present and former occurrence of the lizard. However, it was not possible to document the present existence of the species outside the Fuga de Gorreta. In addition caves and concheros of the Guanches were investigated with respect to skeletal material. Several remains of lizards were found, some dentalia indicating a considerable size of the lizards. The findings also indicate that the lizards were eaten by the aboriginals. — Past and present records (with one exception) are restricted to regions of old basaltic rocks. — From this understanding I propose to favour the following regions for re-introduction programs of *Gallotia simonyi*, especially in the case of successful captive breeding: 1) Southern slope Bco Los Cardones, 2) Southern slope Risco de los Herrenos, 3) Southern slope Bco of Tinor, 4) Smaller Zalmor Rock, and 5) Southern slope Bahia de los Reyes.

Resumen

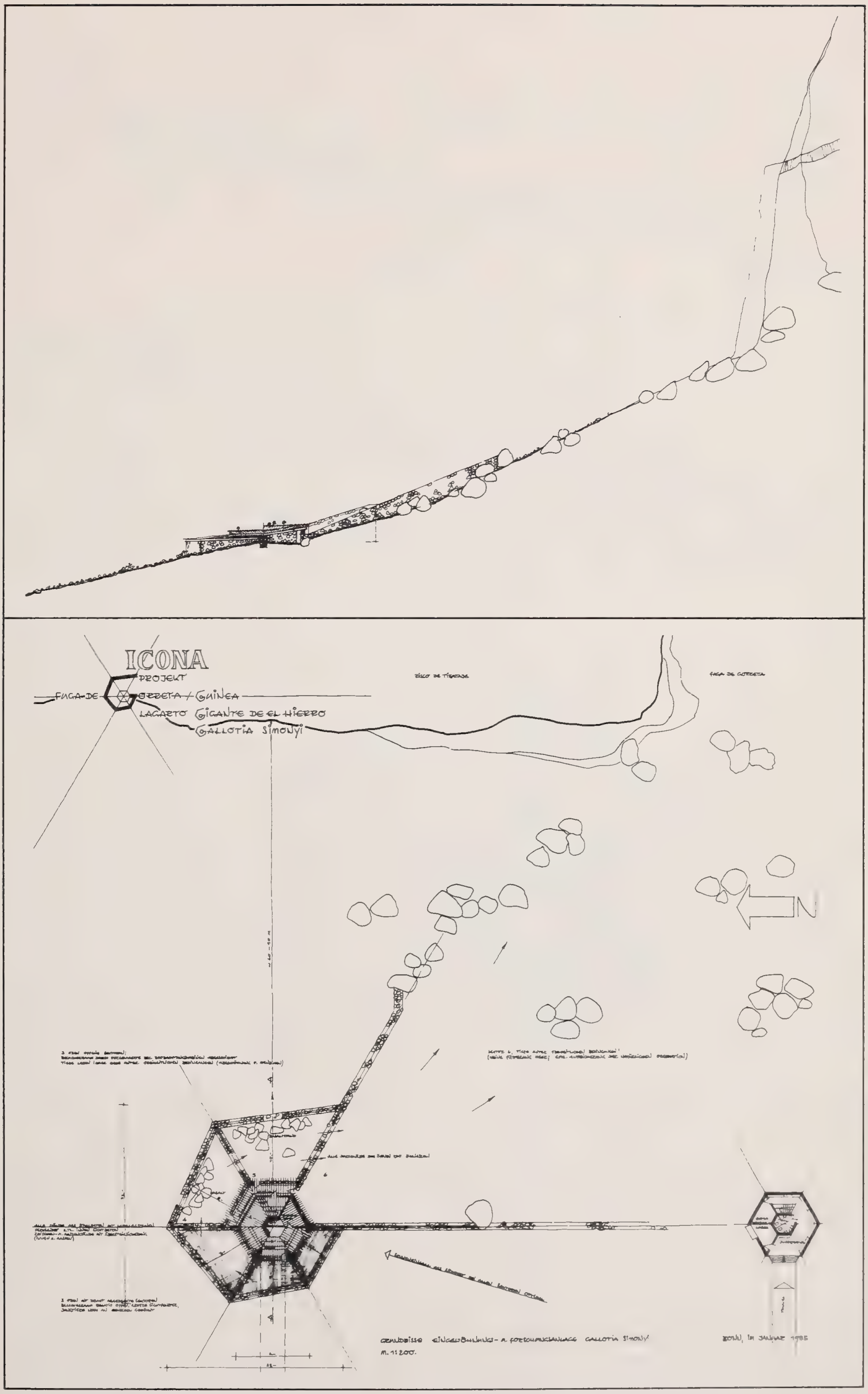
El acantilado de la Fuga de Gorreta en las Isla Hierro es el último refugio de *Gallotia simonyi*. El autor durante su estadía en la isla en 1982 siguió la huella de indicios antiguos y nuevos acerca de la existencia actual y pretérita de este lagarto. Sin embargo no fue posible documentar la presencia actual de la especie fuera de la Fuga de Gorreta. Se indagó acerca de restos de esqueletos en cavernas y concheros de los Guanches. Se encontraron varios restos incluyendo algunos dentalia que indican el gran tamaño de los lagartos. Los restos también muestran que los aborígenes comían lagartos. Todos los lugares donde se han registrado, salvo una excepción, corresponden a lugares con antiguas rocas basálticas. Por esta razón propongo favorecer las siguientes regiones para la re-introducción de *Gallotia simonyi*, especialmente para el caso de cría artificial: 1) Ladera Sur del Barranco los Cardones, 2) Ladera Sur del Risco de los Herreños, 3) Ladera Sur del Barranco de Tiñor, 4) El Roque de Salmor menor, y 5) Ladera Sur de la Bahía de los Reyes.

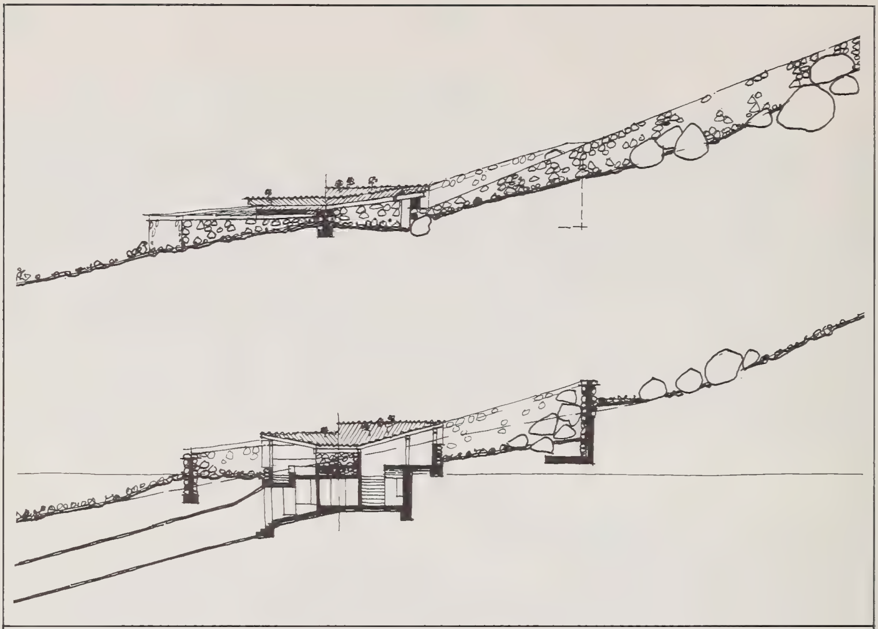
Anhang

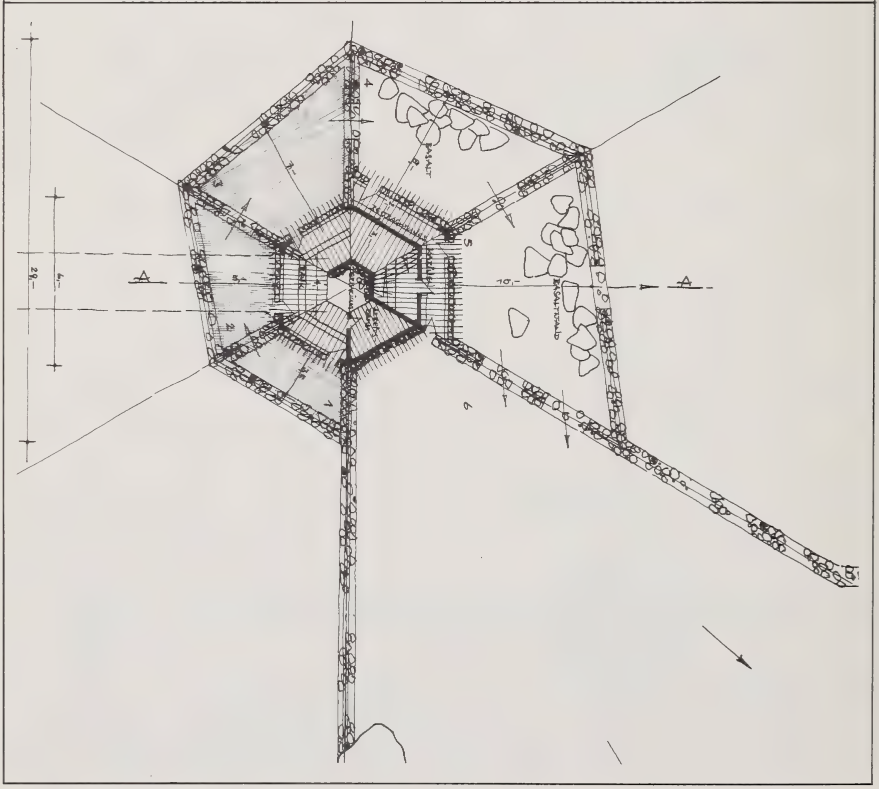
Entwurf einer Zucht- und Auswilderungsstation für *Gallotia simonyi* in Guinea, Hierro.

Im Rahmen der eingangs erwähnten Schutzmaßnahmen kristallisierte sich als bisher wichtigstes Projekt die Idee einer Zucht-, Auswilderungs- und Forschungsstation heraus, die nach den Vorstellungen der spanischen Naturschutzorganisation ICONA in unmittelbarer Nähe der Restpopulation zu errichten sei. Der vorgegebene Grundgedanke war einmal, eine Haltungs- und Aufzuchtstation unter Freilandbedingungen zu errichten, zum anderen, diese Station als Teil des archäologischen Komplexes Guinea auch der Öffentlichkeit zugänglich zu machen. Aufgrund einer an den Verfasser gerichteten Anfrage von Herrn A. Machado, ICONA Tenerife, wurden die in Abb. 8 dargestellten Entwürfe ausgeführt. Sie sind wie folgt zu erläutern:

— Zugang und Heranführung der Besucher durch einen Tunnel; Einmündung in einen Informationsraum mit Demonstrationsmöglichkeiten; im Untergeschoß ein Labor- und Wartungsraum sowie Toiletten;
— Aufgang über breite Treppe zum gestuften Erdgeschoß; Treppe mündet im Erdgeschoß auf großem
— Podest, etwa 3x3 m groß, von hier, durch eine Steinbank getrennt, links breiter Gang entlang innerem Schauterrarium mit adulten *Gallotia simonyi* zum
— Arbeits- bzw. Zuchtraum, dieser über Zentralterrarium belichtet und belüftet; der Raum könnte als Standort der Eiablagebehälter und für die Terrarien der Jungtiere in den ersten Wochen nach dem Schlüpfen dienen, die von dort in den
— Sektor 1 kommen;
— Sektor 2 wird beim Heranwachsen der Tiere durch Öffnen der Verbindungsluken den Tieren erschlossen; er liegt am tiefsten Punkt der Anlage; der Beobachtungsgang ist um drei Stufen abgesenkt;
— Sektor 3 liegt wieder auf dem Niveau Sektor 1 am gleichen Beobachtungsgang; alle drei Sektoren haben große Beobachtungsfenster, da die Tiere noch an Menschen gewöhnt sind; diese Sektoren sind durch Drahtüberdachung gesichert und direkt vom Zentralpodest zugänglich; von diesem Podest führen vier Stufen hoch zu den voll abgeschirmten
— Beobachtungskabinen der Sektoren 4, 5 und 6; diese Sektoren sollen nur geringen Störungen durch Menschen ausgesetzt sein und trotzdem befugten Personen volle Beobachtungsmöglichkeit bieten; die Sektoren 4, 5, 6 erfahren durch ihre Größe und Lage keine nachteilige Beschattung durch den Zentralbau; sie sind nicht mehr überdacht; Sektor 6 hat auch keine Übersteigsicherungen mehr;


ICONA
PROJEKT
FUGA DE GORETA / GUINEA
LAGARTO GIGANTE DE EL HIERRO
GALLOTIA SIMONYI
RISCO DE TIBATAJE
FUGA DE GORETA
GRUNDRISSE EINGEWÖHNUNGS- U. FORTPFLANZUNGSANLAGE GALLOTIA SIMONYI
M. 1:200.
BONN, IM JANUAR 1985




29,-
6,-
A
5,-
7,-
8,-
BASALT
10,-
A
BASALTSTAND
1
2
3
4
5
6
7

- Sektor 6 entläßt die Tiere automatisch und ohne abrupten Übergang in die volle Freiheit; er sollte durch Aussaat endemischer Futterpflanzen, die jetzt durch Ziegen vernichtet sind, im Nahrungsangebot angereichert werden; die Pflanzen werden auch mehr Insekten anziehen.
- Tiere für Ansiedlungen an anderen Orten sollten aus Sektor 5 entnommen werden.

Schriften

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16: 203—214.

Bischoff, W., Nettmann, H.K. & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15: 158—175.

Böhme, W. & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11: 39—46.

— & — (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 13: 105—111.

—, Bischoff, W., Nettmann, H.K., Rykena, S. & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32: 157—166.

Boulenger, G.A. (1891): On Simony's lizard, *Lacerta simonyi*. — Proc. zool. Soc. Lond. 1891: 201—202.

— (1920): Monograph of the Lacertidae I. — London, Trustees Brit. Mus.

Carnero, A. & F. Perez Padron (1977): Los lagartos de las Islas Canarias. — Bol. Ina-Crida (Canarias) 11: 248—253.

Fritsch, K. v. (1867): Reisebilder von den Canarischen Inseln. — Petermanns Mitt., Ergänzungsband 5: 1—44.

Klemmer, K. (1971): Die Echten Eidechsen. — In: Grzimeks Tierleben 6: 285—307, München, Zürich.

— (1978): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — In: Kunkel, G., Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433—456, Den Haag.

Martínez Rica, J.P. (1982): Primeros datos sobre la poblacion de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steind.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia 2: 369—380.

Salvador, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi*. Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat. (Biol.) 69: 317—320.

— (1974): Guia de los anfibios y reptiles españoles. — Madrid, ICONA.

Steindachner, F. (1889): (Über eine von Prof. O. Simonyi auf den Roques del Zalmor bei Hierro, Canarische Inseln, entdeckte neue Eidechsenart — Anz. Akad. Wiss. Wien 1889; 259—263.

— (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. naturhist. Mus. Wien 6: 287—306.

Architekt Dipl.-Ing. Werner Bings, Zur Marterkapelle 81, D-5300 Bonn 1.

Abb. 8: Entwürfe für eine Zucht und Auswilderungsstation für *Gallotia simonyi* in Guinea, Hierro. Entwurf und Ausführung: Architekt Dipl.-Ing. W. Bings, Bonn.

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 36 | H. 3/4 | S. 429—470 | Bonn, Oktober 1985

New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands)

by

Antonio Machado

Contents

Introduction 429
The Roque Chico of Salmor 430
The specimens of *Gallotia simonyi* 433
The habitat of the Hierro Giant lizard 436
Population size and structure 442
Reproduction 443
Activity 446
Feeding 447
Behaviour 455
Colouration 457
Specimen data and remarks 461
Explanation of footnotes 464
Acknowledgements 466
Zusammenfassung 466
Resumen 467
References 468

Introduction

In March 1984 I was assigned by ICONA (Spain's National Institute for the Conservation of Nature) to prepare the conservation program for *Gallotia simonyi* (Steind. 1889). The species was considered extinct (Klemmer 1976) till the presence of a small population of large lizards was made public in 1975 (see Böhme & Bings 1975, 1977, Böhme et al. 1981). Since being studied by Martínez Rica no further knowledge on its status or biology has been added. Martínez Rica climbed several times and visited the dangerous and almost inaccessible cliff of Gorreta in September, 1975. Valuable information is included in his paper (published in 1982), particularly, considering his brief visits and his not being allowed to collect any specimen.

Further information and an actual view of the population status was needed to prepare a conservation project. I stayed on Hierro the month of August, 1985, concentrating on field studies of feasible areas[1] for the lizard seeking to find other remnant populations (negative result!) and looking for suitable habitat for future re-introductions. Much of the time was devoted to search, follow-up and confirm stories with the older people, fishermen and goat-herders who knew about the giant lizards in the past (an extensive report is kept at ICONA).

The past habitat and type locality of the species, the outer Rock of Salmor ("Roque Chico"), was studied, too, but only later did I discover that the Giant lizard of Salmor and the Hierro Giant lizard (fig. 1) were not exactly the same.

The latter was studied in situ, on the cliff where I lived in a small recess for seven days. Habitat analysis, behaviour, population and other biological observations were made. Eight specimens were captured, narcotized with ether, studied and liberated thereafter on the same spot.

This paper is simply limited to the presentation of most of the new data obtained on the Hierro Giant lizard, as well as some relevant information regarding the past habitat and museum specimens of *G. simonyi*. In this same issue, a paper is included addressing the past distribution and probable factors causing the decrease of these large lizards, as well as another article outlining the proposed Conservation Plan for the Hierro Giant lizard.

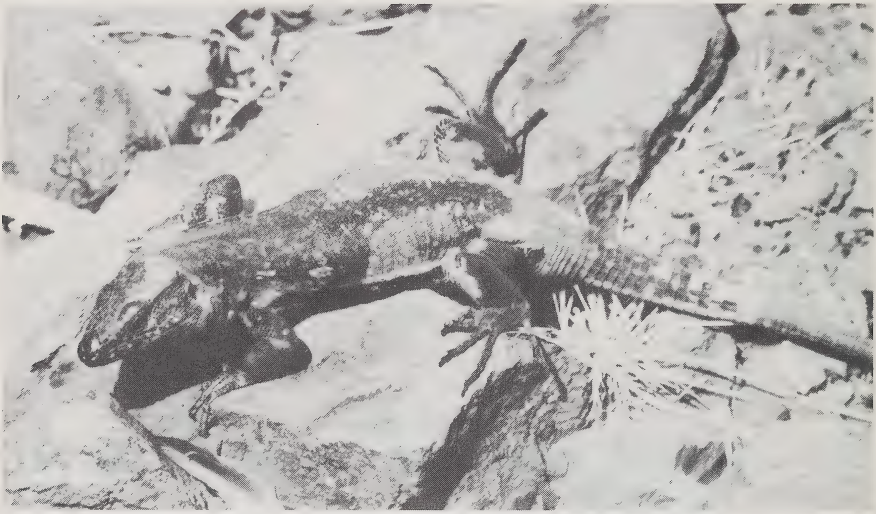


Fig. 1: The Hierro Giant lizard, an extremely endangered reptile which was considered the same as the already extinct Lizard of Salmor (*Gallotia simonyi*). Photo A. Machado.

The Roque Chico of Salmor

Both Roques de Salmor are mentioned as *terra typica* of *G. simonyi* by its author, Steindachner (1889). This seems to be an error if we trust the previous reference of Urusáustegui who stated in 1779 (see footnote 5) that the lizards were living only on the smaller rock (Roque Chico). On August 12 and 13, Mr. Aurelio Martín-Hildago, from the University of La Laguna, and I visited both rocks. He went to study and ring seabirds and kindly helped me to search for signs of lizards (living animals, excrements, bones, etc). As it was the past habitat of *G. simonyi*, I will concentrate only on the description of the Roque Chico.

According to Bravo (1984) the Roques de Salmor belong to a subrecent trachybasaltic and trachytic series that interposed between the normal

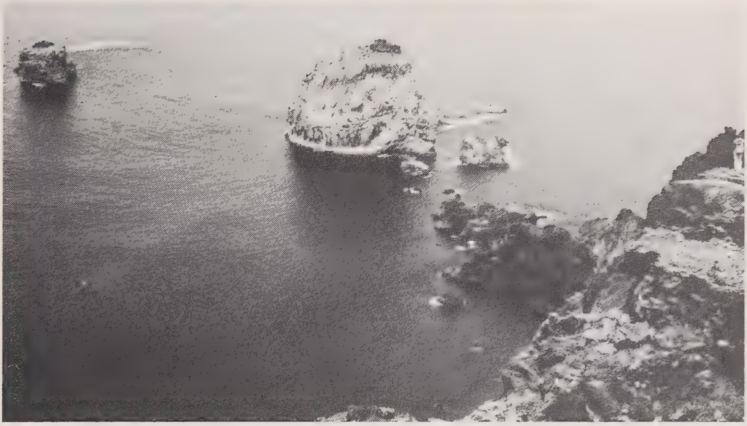


Fig. 2: The Roques de Salmor, seen from Punta de Arelmo, N extreme of Valle de El Golfo (El Hierro). The Roque Chico is the outer one. Photo A. Machado

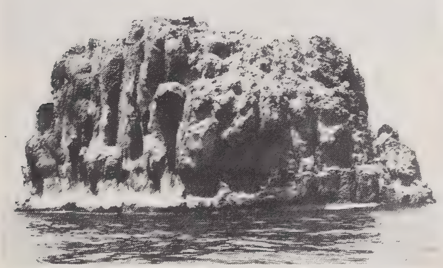


Fig. 3: Left: SE view of the Roque Chico (smaller Rock of Salmor). Right: Baiting in the past habitat of *Gallotia simonyi*. Photo A. Machado.

subhorizontal basaltic formations of El Hierro and the recent series ('tableland formation' of Hausen 1973). The Roque Grande (104 m altitude, surface approx. 2.8 hectares) lies very close (350 m following a chain of small rocks) to Punta de Arelmo (fig. 2), in the extreme NE of the coast of El Golfo. The Roque Chico is isolated, at 830 m from the coast and 340 m from the former, and is much smaller. It is a steep narrow oval rock emerging 37 m directly from the sea, with no shelf[2)].

Its top is truncated forming a horizontal platform of some 45 x 25 m, protected on its northern side by an E-W oriented wall, 3—4.5 m high (fig. 3). The north, west and east facing sides are almost vertical, with very few halophytic plants growing in fissures and on ledges (*Astydamia latifoliae* (L. fil) Baill. and *Mesembrianthemum* sp.). On the west face there is an osprey's nest (*Pandion haliaëtus* L.). The south face is a steep and chaotic sequence of broken rocks and small terraces, totally covered by the 'guano' of seabirds — mainly *Larus argentatus atlantis* Dwight — which also breeds on the ledges and on the top. The platform is an uneven surface full of fractured stones and irregular "slates" (15—20 cm diam.), surrounded by groups of loose stones related to the numerous outcrops (everything protruding is covered by bird droppings). The earth (eolic?) is mixed with guano and all kinds of debris (feathers, bones, spines, plastic, etc). A relative dense mantle (30—50 cm high) of dried *Chenopodium* sp. covers the central platform. Other plants, mainly *Chenoloides tomentosa* (Lowe) Botsch.[3] and *Beta* c. f. *maritima*, grow on the northern wall and particularly in the eastern sector, where more earth is accumulated. A few individuals of green *Silene* sp. and *Rubia fruticosa* Ait. were observed, too.

In this eastern sector two long and deep fractures can be considered as an excellent refuge for a large reptile. Moreover, by chance (turning over a stone), we discovered a system of underground galleries (50 cm below) where *Hydrobates pelagicus* (L.) eggs were found. We do not know how extensive this system is. The entrance burrows were inaccessible to us below the rim on the NE side. Nevertheless, Martín Hildago recognized the peculiar smell of *Calonectris diomedia borealis* (Cory) which also breed on the rock, as well as *Columba livia canariensis* Bannerm., in a cavity nearby.

Arthropods were not uncommon on the rock. As winged fauna, I recorded *Macroglossa stellatarum* (Issidae) and many diptera, principally small Muscidae and *Irwiniella frontata* (Becker), a common whitish Therevidae (a group of swifts was continuously sweeping over the platform. In debris and under stones fleas, ticks, silverfishes (abundant), bagworms of female *Amicta cabrerai* Rebel (Psychidae) and a common salticid spider were collected. Extraordinarily abundant were two species of tenebrionid beetles (*Hegeter amaroides* Sol. the most, *Hegeter tristis* Fab. less) and a small lygadeid, *Lamprodema maurum* Fab., which concentrated beneath the plants. *H. amaroides* could easily reach densities of 200 exx/m². *Pimelia* was not found alive, only remnants of specimens.

Large lizard excrements were not seen nor did we obtain results with our baiting and watching (one hour). Any species of lizard seems to be absent from this rock[4], but we counted 7 geckos by turning over stones. Several old fishermen, interviewed, did agree that the large lizards once living there have not been seen since at least the Spanish Civil War.

Human pressure on the Roque Chico has been less than that on the Roque Grande where people used to go more frequently to fish, hunt doves and shearwaters, and particularly to collect salt. In the past, fishermen climbed the

Roque Chico to throw dynamite from the top down on to the shoal of fish (a boat below collected thereafter the dead fish). I was told that prickly pear cacti was planted on top for food and "refreshment", but all were eaten by locusts during a great plague (see Cañizo, 1954) when they were less than 40 cm high.

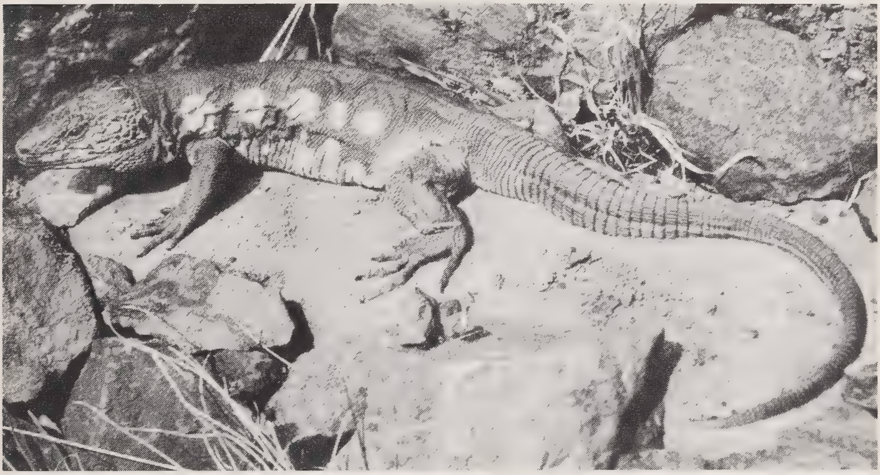


Fig. 4: Photo of a model of the Lizard of Salmor, *G. simonyi*, made by W. Bischoff with sculptor's plaster. Photo W. Bischoff.

The specimens of *Gallotia simonyi*

The first specimens known to science were collected by Oscar Simony, an astronomer and voyager, who visited the Canary Islands several times (1888, 1889 and 1890). His first and only stay in El Hierro was short, two days, but on the second, the 29th of August, 1889, he collected (Simonyi 1892, p. 397) three specimens of the Giant lizard (preserved in the Naturhistorisches Museum Wien: ♂ NMW 16256, ♀ NMW 16255 and ♀ NMW 16254).

One can be almost sure that Oscar Simony knew about the lizards on the Rock as they were mentioned in scientific literature by von Fritsch (1867, 1870) and more precisely on the smaller Rock, by Manrique y Saavedra[5)] (1873) and Viera y Clavijo[6)] (1886) in his Dictionary of Natural History. Simony forwarded those specimens to his Professor of Herpetology, Franz Steindachner, who established the species as *Lacerta Simonyi* (fig. 4). The original description is very short and was published rapidly that same year (19 December 1889). Steindachner gives a more detailed description of *simonyi* in a global work on the herpetological fauna of the Islands (1891), but this description relates mainly to Gran Canarian specimens, which were posteriorly segregated by Schenkel (1901) as *stehlini*. Most old literature references to *simonyi* refer in reality to *stehlini* (i. e. Siebenrock 1894, Wevers 1909, Fejérváry 1914, etc).

The best description, detailed drawings and magnificent lithography (del. Peter Smit) of *simonyi* are by Boulenger (1891). He studied "the largest of three specimens Hierro, Canary Islands, and presented to the Society (Zoological) by Lord Lilford. . . acquired by the British Museum." An indirect but relevant mention to this capture is found in Meade-Waldo (1890), an ornithologist who visited Hierro in November 1889. "The man that we engaged as guide, and servant also, was anxious to procure for us specimens of the large lizard that inhabits the outer Zalmore Rock . . . After we had arranged to visit this spot, the dark weather and heavy surf prevented any attempt landing on it while we were in Hierro, but Canon Tristam, who came afterwards, was more successful." Two of these specimens are in the British Museum, Natural History (♂ BMNH 91.3.3.1, ♀ BMNH 92.8.31.1) and perhaps the third mentioned by Boulenger is a stuffed one purchased from E. Gerrard (♀? BMNH 1903.9.16.5). In his "Monograph of the Lacertidae" Boulenger (1920) expands his previous description with more data and adds new information about the female.

Salvador (1971) studied one stuffed specimen kept by Mr. L. Diego Cuscoy, director of the Archaelogical Museum in Tenerife, who received it from "Colonel Vallábriga". This specimen is probably the one collected on the rock by a young fisherman, D. Eduardo Rodríguez Morales (interviewed Aug. 23, 1984) in 1928 at the request of Colonel José Angel Rodrigo de Vallábriga. A wine merchant of Valverde, Juan Padilla, acted as middle-man and paid the fisherman 50 pesetas for the lizard. The animal was slow in its movements and was captured with a hat without its brim. Señor Rodríguez measured the total length of the lizard as 75 cms. The stuffed specimen kept in the Museo Insular de Ciencias Naturales, in Santa Cruz de Tenerife (♀ TFMC 32) measures 52 cm but the tail is regenerated (after the 15th whorl). Salvador (1971) estimates a total length of 750 mm. The animal probably lost its tail during the long confinement on the terraced roof of the Colonel's house, from which it fell down and died.

There are many stories circulating, even in the literature, referring to malicious foreigners collecting lizards on the rocks. Most of these seem to be fantastic7), including the one of an Englishman poisoning the rock after he took the last specimens. From all the reliable pieces of information I collected, one has to believe that additional lizards have been removed from the Rock (e. g. Mr. R. Morales in 1930, sold one for 12 pesetas) but I have found evidence of only two. They are kept in the British Museum (♀ BMNH 1967.1736 and ♀ BMNH 1967.1737), labelled H. B. Cott/Roques Zalmor. Bannerman (1963) writes: "In the meantime a Cambridge Zoologist Dr. Hugh Cott, had come out to make a survey of all islands and outlying rocks in pursuit of lizards, a rare form which occurs on a rock off Hierro and grows to a very large size." This took place in 1931, the year that on August 15th, Mr. José Padrón Machín, local reporter, was on the Rocks together with an Englishman who captured some specimens, but more were left on the rock. I asked in the Hunterian Museum at the University of Glasgow8) and effectively Cott donated material in 1930 and 1940

(M. Reilly, in litt.) but no *simonyi* are there today. In 1956 much of the museum's reptile and amphibian material was given to either the British Museum (Natural History) or the Birmingham City Museum. These specimens have been studied by Wolfgang Bischoff (Museum Alexander Koenig, Bonn) who is preparing a revision of Canarian reptiles, and who generously forwarded me all his unpublished data and photographs.

There is one very well-preserved and large specimen of *Gallotia simonyi* in the recently created Museo Insular de Historia Natural in Santa Cruz de La Palma (♂ PMHN 1105). The animal (fig. 5) came from the interesting natural history collections of the local society "La Cosmológica", whose old registers annotate: Num. 1105, Received: February 1891; Donor: D. Eloy Díaz Casañas; Common name: A lizard of the Roque de Salmor. It had not been previously studied so I include its measurements (in mm), pholidosis and other descriptive details here (see Table I).

The head plates are pitted. Nostril small (1.6 x 2.5 mm). Teeth tricuspid, with the median cusp much higher and more than three times broader than the side cusps; sides subparallel. Gular fold incipient. The specimen's appendages are complete, its tail being regenerated from the 27th whorl. Colouration is gone but a slight indication of two paler spots can be noticed at the height of the fore limb.

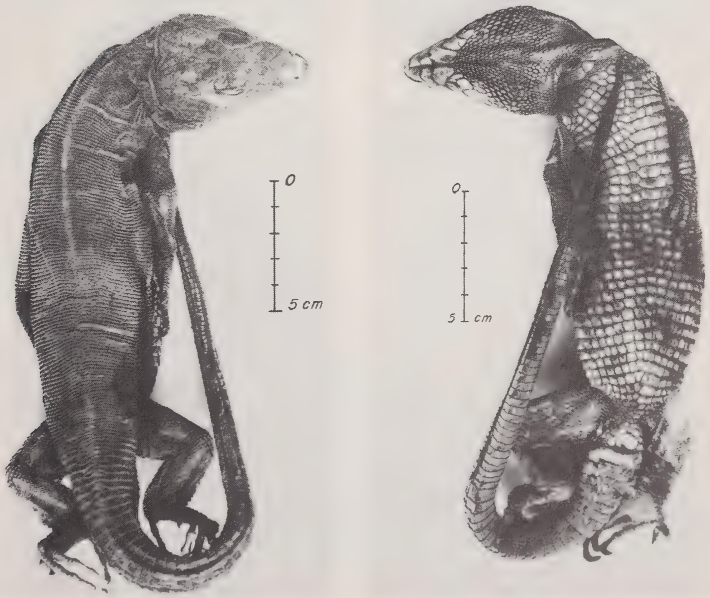


Fig. 5: Dorsal and ventral views of specimen PMHN 1105 of *Gallotia simonyi* from the Museo Insular de Historia Natural of La Palma. Photo A. Machado.

Table I: *Gallotia simonyi*, male, Reg. no. PMHN 1105.

Total length	509	Temporalia	29/33
Snout-vent length	224	Collaria	13
Pileus length	50.4	Gularia	32
Pileus width	22.6	Ventralia long.	18
Head height	27.4	Ventralia trans.	34
Gular max. width	39.4	Dorsalia	> 88
Fore-limb	85	Femoral pores	> 30
Hind-limb	130±3	Sugdig. 4 toe	31/31
Supraciliaria	8/8	Anal plate width	9.15
Suprac. granules	12/14	Anal plate height	5.65
Supralabialia	5/5	Tail whorl num.	109

The habitat of the Hierro Giant lizard

A general view of the Fuga de Gorreta is given in figure 6 and the habitat of the Hierro Giant lizard is marked on a sketch in figure 7. Population distribution limits were established by presence/absence of excrements. Some old excrements found below the habitat, at the base of the cliff, probably were rolled down by the wind[9]. Actually the population is restricted to the northern protruding rocky ridge of the Tibataje cliff face at Gorreta, and concentrated on the very ridge in a band no broader than 10 m (Sector I "Paso del Pino"), ranging from 350 m altitude to 500 m (cliff extends from 100 to 1200 m approx.); see figure 8. Sector II ("Paso de la Calcosa") is a cut on the rim and represents a wider and better biotope (more protected, better insolation, etc); see figure 12. Average slope is greater than 100 %. My habitat size estimation falls therefore in the range of only 1500—2000 m^2, considerably smaller than that given by Martínez Rica (1982). Effective available terrain, including small platforms and ledges, could be three times the former estimation.

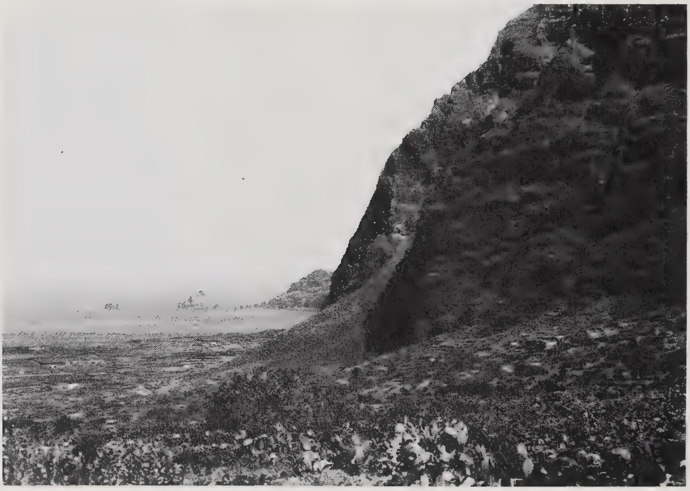


Fig. 6: General view of the Fuga de Gorreta, Valle de El Golfo (El Hierro). Photo A. Machado.

Martínez Rica gives a good geomorphological description of the lizard's biotope. He explains it as a crest, like the arista of a dihedron, that projects forward out from the rock wall. This unstable situation of differentiated desmantlement of the cliff has evolved because of the presence of various dikes (that of Sector II has orientation N 135°E, dip 25° to N) that cut all the subhorizontal layers of lava, tuff (compacted lapilli) or "almagres" (reddish baked tuff or fossil earth). Large subsidences have occurred (on the southern part) and erosion and gravity are still very active (gorge of Gorreta), forming a wide and hugh dejection cone at the base. The dikes are basaltic, with augites but without olivine; they are very consistent. All of the other samples taken from tuff or lava layers correspond to olivinic basalt, but one very dark, granular and more disgregatable broad band in Sector II (Calcosa) is an ankaramitic oceanite (olivine >augite).

The whole of the ridge is very fractured (figs. 8, 10 and 11), consisting of a rough stepping of broken prominences, unstable blocks, small accumulations of boulders, ledges, steep columns and walls. Compared to adjacent zones, numerous refuges for lizards are everywhere available in the form of crevices, cracks, fissures and under stones. Earth is scarce with a high content of gravel and sand from erosion, and is retained irregularly on the small platforms (20 % slopes) or ledges. Bare rock dominates showing varied lichen coverage.

The distribution of lichens reveals some interesting microclimatic zones. Sector II (Calcosa), a cut open to the West and protected from side winds, shows a more thermophylic lichen vegetation dominated by *Xanthoria resendei* Poelt. et Tav., *Caloplaca ferruginea* (Huds.) Th. Fr. and *Caloplaca carphinea* (Fr.) Jatta. On the rim itself (Sector I), conditions are mesothermic with a high coverage of whitish lichens, mostly *Ochrolechia parella* (L.) Massal with some *Parmelia tinctorum* Despr. and *Parmelia* grex. *conspersa.*

South of the rim the terrain falls vertically and is intransitable. The wind sometimes forms a jet stream through the gorge violently hitting this wall where vegetation is extremely scarce and no lizards were seen. North of the rim, the terrain falls more smoothly

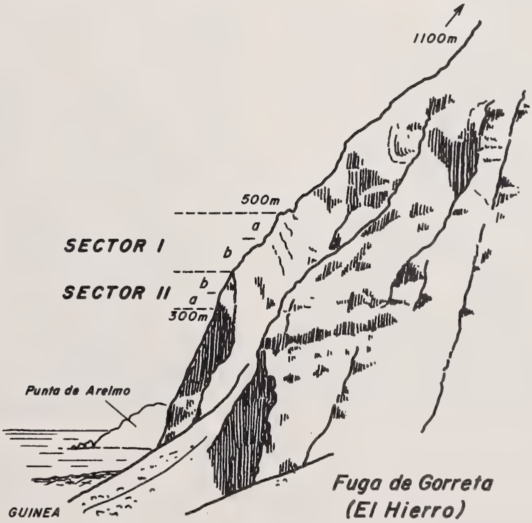


Fig. 7: Sketch of Fuga de Gorreta showing the Hierro Giant Lizard's habitat and sectors (drawn from a photograph).

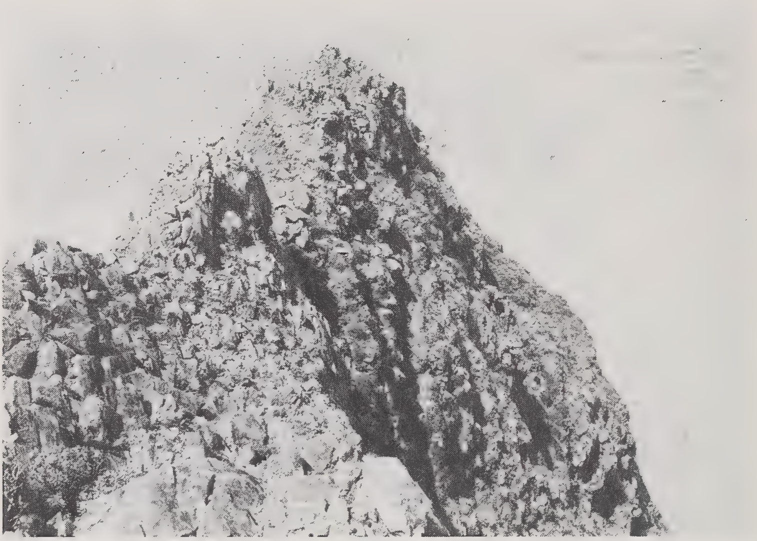


Fig. 8: General view of Sector I of the habitat seen from Paso del Pino. Photo A. Machado.

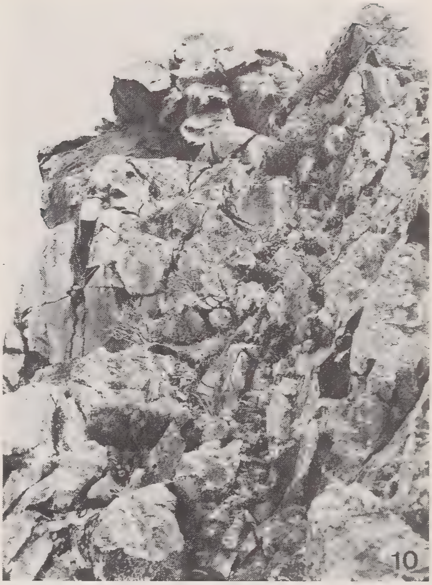
in a stepwise fashion (more earth accumulated) but still very steep (>100 %). This face is open to humid northerly wind arriving from the sea, an effect shown by the presence of some epilythic bryophytes and the more hygrophylic lichens which dominate there: *Ramalina bourgeana* Nyl. *Rocella fusiformis* (L.) DC. and *Rocella tuberculata* Vain.[10]

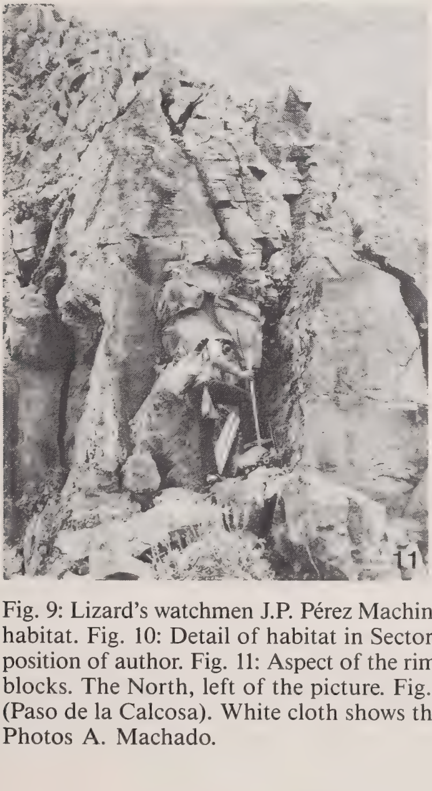
Major vegetation in the lizard's habitat corresponds to a reduced version of the cliff's flora, due to a lesser soil availability, abundance of rocks and crevices and a warmer and more xeric microclimate. Dominance is achieved by xerophytic succulents like *Kleinia neriifolia* Haw. and *Euphorbia obtusifolia regis-jubae* (Webb. & Berth.), and woody shrubs: *Echium hierrense* Webb ex Bolle, *Lavandula canariensis* Mill. and *Artemisia thuscula* Cav. *Micromeria* sp. chaemophytes are very inconspicuous, but rather common throughout. Crevices are mostly occupied by *Carlina salicifolia* (L. fil.) Cav., browsed *Psoralea bituminosa* L., *Aeonium hierrense* (Murr.) Pit. et Pr., *Aeonium longythirsum* (Burch.) Svent and *Phyllis viscosa* Webb ex Christ. Less common are *Globularia salicina* Lam., *Rumex lunaria* L., *Schizogyne sericea* (L. fil) DC., *Paronychia canariensis* (L. fil) Juss., *Periploca laevigata* Ait., *Rubia fruticosa* Ait. and *Erica arborea* L.

Attached to rocks and in small gaps I frequently saw dried *Wahlenbergia l. lobelioides* (L. fil.) A. DC. and some individuals of *Cheilantes catanensis* (Cos.) H. P. Fuchs, *Lobularia* sp. and *Polycapaea* cf. *divaricata* (Ait.) Poir, but the majority of the smaller plants belong to the gramineae. Most abundant throughout were *Trachynia distachya* (Hasselq. ex. L.), *Vulpia* sp., *Hyparrhenia hirta* (L.) Stapf. and *Brachypodium* cf. *arbuscula*, which is the only grass that remains green in summer.

Therophytic vegetation which should start to develop in September with the arrival of the rains, is composed of a vast number of annuals and biannuals. I found remains of *Bidens pilosa* L. (should be very common), *Papaver*, several *Trifolium*, *Ononis*, *Plantago*, *Silene*, *Vicia*, etc.

In El Hierro, shepherds distinguish two seasons in the year: from June to October the pasture is dry, then, from October to June everything is green (Lorenzo Perera, 1980).





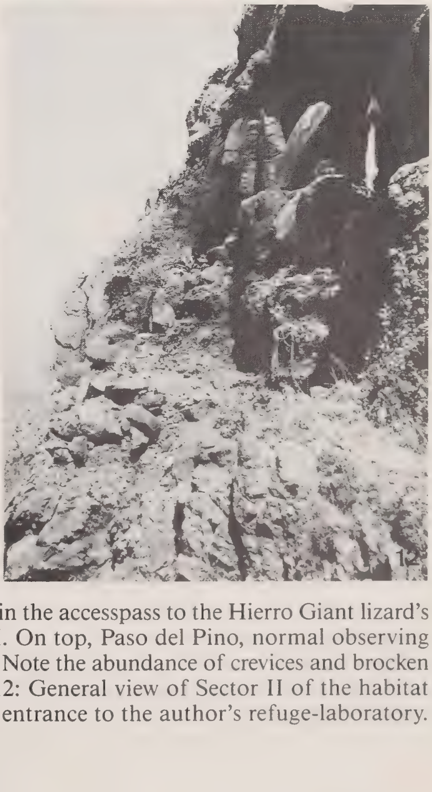


Fig. 9: Lizard's watchmen J.P. Pérez Machin, in the accesspass to the Hierro Giant lizard's habitat. Fig. 10: Detail of habitat in Sector I. On top, Paso del Pino, normal observing position of author. Fig. 11: Aspect of the rim. Note the abundance of crevices and brocken blocks. The North, left of the picture. Fig. 12: General view of Sector II of the habitat (Paso de la Calcosa). White cloth shows the entrance to the author's refuge-laboratory. Photos A. Machado.

This general concept is perhaps the best approach to a phenology related to rainfall. Pluviometric information from Hierro is scarce and incomplete. Nevertheless, one could accept the SPA-15 isoyeths map in which the lizard's habitat falls in the band of 300—400 mm. Mean annual temperature should be a few degrees higher than 19.4°C (Village of Valverde). These values seem reasonable to me.

The influence of man has been important on all the cliff of Tibataje. Goat-herding was very active in the past (up to a thousand goats in the fifties, J. Machín pers. comm.) till prohibited recently and now reduced to only a few uncontrolled animals. The rest of the cliff is dominated in its lower and median sectors by a substitution community of cistus break (*Micromerio-cistetum monspeliensi* A. Santos 1976), very rich in therophytes and hemicryptophytes (*Asphodelus*, etc). *Psoralea bituminosa* is a common plant throughout the cliff but heavily attacked by goats which clearly prefer it as fodder. A few trees belonging to the transitional community of the potential vegetation can still be found: *Olea europaea cerasiformis (*Webb et Berth.), *Sideroxylon marmulano* Banks ex Lowe and *Juniperus phoenicea* L.

I have seen slides of the habitat taken by Mr. C. Silva11) in 1975 and 1976 and some changes in the vegetation can be observed since then. *Euphorbia* and *Kleinia* are almost the same (they must grow very slowly), but a number of new bushes of *Echium* and *Artemisia* stand out, as well as more grass attached to the stones. One can relate this change to a reduction of goat grazing pressure.

The upper distributional limit of the lizard population appears not to be related to the substrate, which extends further up virtually the same kind. At this altitude (500—550 m) a slight change in the vegetation occurs, notable by the progressive appearance of small plants of *Erica arborea*, an advance of the subhumid bush formation of the upper parts of the cliff. This change, associated with a humidity increase, could be due to the cloud layer of the NE trade winds which are more constant and lower, particularly in summer. An increase of humidity conditions is also valid to explain the limits of habitat towards the North. *Roccella* lichens and a dense increase of *Aeonium* show the effect of the humid wind touching that side. The lack of appropriate refuges (no crevices, few holes) could be a reasonable or additional explanation, too.

There are few breeding vertebrates in the lizard's habitat. Two small groups, no more than 12 pairs in total, of *Columba livia canariensis* Bann. are placed deep in the rocks. *Gallotia galloti caesaris* (Lehrs) is very abundant and *Tarentola boettgeri hierrensis* Joger & Bischoff is present, too. On the northern side of the Cliff, at 375 m altitude, I saw one skink (probably *Chalcides viridanus* (Grav.)) but none in the range of the giant lizards. The same occurs with rabbits, whose excrements were found only in the cistus breaks. Signs of mice (*Mus* sp.), excrements and gnawings on *Rumex* and *Carlina*, were present. There were not many and I could not catch any specimens. *Rattus rattus* excrements and burrows can be seen in the cliff, not far from the lizard's habitat.

The number of vertebrates whose range covers the lizard's habitat is much greater than those permanently living or breeding there. My records include: *Falco tinnunculus canariensis* Koenig, the most common bird of prey, always in the vicinity, with five nests in Gorreta (250—300 m); *Falco* sp., a pair was active hunting rock doves during the whole month of my stay; *Buteo buteo insularum* Floericke, three buzzards were always at the top of the cliff but they do not seem to come lower (confirmed with herders); *Tyto alba* (Scop.), a nest was discovered just at the base of the cliff, below the lizard's habitat12); *Corvus corax tingitanus* Irby breeds along the cliff with nests in the lower part every 800—1200 m, that of Gorreta raised 3 young and all 5 ravens could be seen every day while flying to and from the cultivated fields; *Phylloscopus* sp. (probably *collybita*), two observations in Sector II, feeding and preening; *Upupa epops* L., a single short sighting and *Apus u. unicolor* (L.), a stable group of about 15 to 20. At dusk, some bats (*Pipistrellus* size) hunted near my refuge (bats have been very abundant this year in Hierro).

According to various goat-herders — A. Armas, J. Brito, L. Febles, J. Machín, E. Padrón, J. P. Pérez — who formerly walked and know the cliff well, feral cats are not uncommon. The latter observed one in Sector II in 1978. Kestrels, on the young lizards, and feral cats, in general, ought to be considered as one of the principal potential predators of the actual cantonized lizard population. Despite the prohibition mentioned above, a few goats are still present. Recent droppings were found in the lizard's area, especially in Sector II which is the "best" pass for goats between the northern and southern sectors. One has to infer that there is a certain degree of negative impact on plant fodder availability.

August is not the best month to study the invertebrate fauna which, because of the dryness, has entered the "bottle-neck" phase, and one can only detect a reduced representation of the whole. However, I collected some species in five pit-fall traps (plastic jars of 100 ml with turquin's liquid, operating 4 nights) and took some field observations directly. To these, one must add those other species recognizable in the lizard excrements and listed on Table IV.

Most common insects were ants[13)] (typical for a summer situation), particularly the big *Camponotus rufoglaucus feai* Emery which wander individually everywhere; they also climb on *Euphorbia* to look for nectar. *Leptothorax risi* Forel can be abundant below plants (*Rumex*, *Echium*). *Monomorium pharaonis* (L.) and *M. medinae* Forel were present, too, but less common.

The major part of other ground-dwellers found, generally very few, were coleoptera like *Dapsa* sp., *Alloxantha ochracea* Seidl., *Hegeter tristis* and *H. amaroides*, *Anthicus* cf. *guttifer*, *Laparocerus* ssp.. The environmental conditions were very dry, indeed, but I did not see the common hemiptera and ground spiders (only a few juvenile Gnaphosidae). The epiedaphic fauna was very restricted. From the traps one can add some springtails, silverfish and mites. From plant detritus, I collected some diptera pupae, a few heterocera caterpillars and coleoptera larvae, remnants of Iulidae and snail shells of *Napaeus* sp., *Hemicycla* sp. and *Canariella* sp..

Planticole animal life observed was not abundant either. A few Anthocoridae, Thomisidae, and among coleoptera: *Chrysolina gypsophilae grossepunctata* (Har. Lind.), *Apion radiolus chalybeipenne* Woll., *Attagenus* sp. (floricole) and *Scobicia* sp. (wooddweller). Dead *Lavandula* were affected by *Stenidea* sp. and Isoptera (See Table IV for more species).

Grashoppers are common in summer in El Hierro and are an important food supply for many other animals. In the lizard's habitat very few were observed (4 exx of *Aiolopus* sp.) and common species like *Dociostaurus maroccanus* (Thunb.) were absent. Perhaps the rough topography and strong winds are reasons for this. Nevertheless, the lizard's excrements contained some additional species of this group: crickets, earwings and a small cockroach.

Martínez Rica (1982) emphasizes the abundance of spiders which he relates to the air coming up the cliff bringing wind-borne insects. In fact, an *Araneus* is very abundant, especially in the cistus break and the antlion-traps he observed related to this phenomenon, belong to *Uroleon* sp.. Down of *Periploca laevigata* continuously passing upwards at different velocities (15—40 Km/h). This daily regime of thermals must have an outstanding importance — one of the ecological key factors — in the energy income of the cliff communities, which somehow must be adapted (increase of small detritivors and predators) to exploit this regular "manna". I did not take glue-traps to collect this "manna" so it is difficult to distinguish between the local winged insect fauna and that which is wind drifted.

Flies like several little Muscidae, *Sarcophaga* sp., *Lucilia sericata* Meig. and *Irwiniella frontata* (Becker) were common (also present *Drosophila* spp., *Promachus* sp., Syrphidae, Bombilidae and Tachinidae). Hymenoptera were practically not observed (*Halictus* sp. and a few solitary wasps) whereas *Bombus canariensis* Pérez seems to be available for the lizards, perhaps being eaten just after emerging from their ground nests. I did not see any in flight. Some diurnal butterflies (*Vanessa* and *Colias*) crossed the area (drifted) but the repeated appearance of *Hipparchia wyssii bacchus* Higgins makes me think that it can be breeding in *Brachypodium* sp. (its food-plant is still unknown). *Macroglossa stellatarum* L. was flying at sunset and *Celerio Euphorbiae tithymali* B. was seen on *Euphorbia* nearby (they can eat a considerable amount of leaves and flowers!). Apart from *Pionea* sp. I found no moths, probably because of the time of the year.

Population size and structure

The population size of the Hierro Giant lizard was deduced by first establishing two different habitat types: sector I and II. Both sectors were subdivided in A (= visible) and B (= extrapolable) because of observation coverage. In each visible sector 4 specimens were captured and marked (only two marked in sector II) with washable colour-paint on the top of the head. On coming days, counts were undertaken obtaining the proportion of marked/unmarked specimens to estimate total population of the sector including animals that do not emerge or are hidden from the observers' eye by the roughness of the terrain. Then, the relative density obtained (total number of specimens calculated / proportional size of subsector) was extrapolated to the other habitat's homologous subsectors, corrected by their own proportional size. Global population size is finally obtained by adding values of sector I and sector II.

In subsection I-A nine specimens were seen, one marked; and in subsection II-A two of eight, but all lizards probably living there — nine — were observed (and known) during the stay, including the 4 captured there. A/B proportions are 1.3 : 2.4 in sector I and 1 : 2 in sector II, as measured from a photograph of the side-view of the ridge. This gives a total population estimate of 102 + 16 = 118.

By exercising moderation, one could restrict the visual area of sector I-A to one third of the whole sector, by which the number of specimens actually seen in it falls to 7. In sector II direct counts gave 9 + 3 = 12 specimens. A conservative estimate would be a stock of 82 + 12 = 96.

It is reasonable to speak of a hundred specimens. This number is acceptable to me from a subjective perception of the natural circumstances involved. Thus, the population density would be between 15—20 m^2 per animal (500/ha), a high density for average land conditions, but perhaps not so much for a fractured, steep and rough ridge. The sympatric and more abundant *Gallotia galloti caesaris* was very common, with extremely higher densities when compared to surrounding areas.

It is difficult to give the precise number of different individual lizards observed on the cliff during the stay. According to my notes, an approximate figure of 28 ± 5 emerges. Broad segregation into three size classes (small, medium and big) gives a proportion of 2 : 8 : 6 by direct observation and a sex ratio of 1 : 1. The only two "small" lizards seen are considered as young of the previous year (one of them measured gave snout-vent = 114 mm). Young lizards from the present year were not seen. "Big" refers to sizes around a total length of 45—50 cm (Snout-vent = approx. 180—190 mm). The head of an older and what appeared to be a much larger specimen was seen at a long distance (ca. 30 m

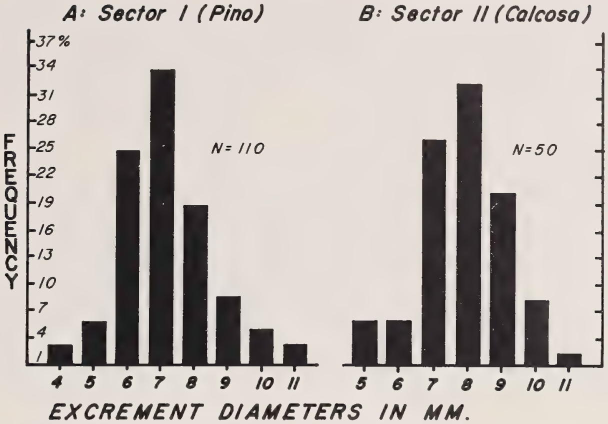


Fig. 13: Bar-chart showing frequency of excrement diameter classes in Hierro Giant lizard on (A) Sector I and (B) Sector II of habitat.

with binoculars of 20 x 80). Martínez Rica (1982) measured indirectly two old males (62 ±2 cm and 71 ±5 cm) with a greyish pileus because of age. If we accept a "very big" category for the head I observed, and another for the unseen young of the year, proportions would be 0 : 2 : 8 : 5 : 1.

An indirect approach was also taken to estimate population structure. The excrement diameter of a given lizard should be approximately constant if diet does not change much, varying principally in length depending on the amout of food ingested. Thus, a frequency analysis of excrement diameter classes could give us an inferred view of the whole population structure. All excrements (perhaps deposited in a period of 2—2½ months), that were not old (disintegrated, bleached by sun, etc) were sampled and measured with a calibrator: 110 in sector I and 50 in sector II. Figures 13A and 13B show the respective size frequency distribution obtained.

The proportion of young from this exercise gives 7.5 %, less than observed in the field (1 : 8). Even so, both cases indicate that we are probably dealing with a collapsing population. The Hierro Giant lizard has to be considered in extreme danger of extinction.

Reproduction

Some female lizards observed and photographed (600 mm Novoflex telephotolens) in the field were clearly identified to be pregnant, but doubts arise in other cases. Therefore, I only trust the proportion obtained from the four females collected, of which three were pregnant. The bulges on the flanks could be easily observed and counted (figs. 15 and 28B). Eight appears to be the minimum number of eggs, but some additional ones could well exist situated in the middle, between the two rows of four. This estimate is reasonable to experts like W. Bings, W. Bischoff, H. K. Nettmann and S. Rykena (all pers. comm., November, 1984), who have seen close-up black and white photographs taken from the above mentioned specimens. The Gran Canarian Giant lizard, *Gallotia stehlini* (Schenkel) is known to have 7—11 (Bischoff, 1974), 8—11 (Rogner, 1981) and 10—14 (Heselhaus, 1981) eggs.

On one shelf of sector II, near a deep crevice in the basalt wall, I found 3 old dried-out egg skins near each other, between pebbles and vegetal remains (borne by water from the inside?). These egg skins (Fig. 14) look similar to those of *G. stehlini* and show normal hatching breakages. Only three successful eggs from 11—12 mean a very high clutch failure (75 %). Their measurements in mm are 23 x 17, 24 x 19 and 24 x 17 (the figures may be inaccurate due to shrinkage).

In spite of having carefully searched in the few suitable sites of the study area in sector II, no fresh eggs of *G. simonyi* were found , but two of *Tarentola boettgeri hierensis* Joger & Bischoff, being studied by S. Rykena, revealed embryos with a development difference of 4—6 weeks.

The Hierro Giant lizard's egg-laying appears to take place around the month of September, involving most of the fertile females (75 %). Pregnant specimen V-6 with 147 mm snout to vent (91.5 g body weight) tends to indicate that female fertility arises at the end of the second year. According to Klemmer (1976: 448) the young of the heavier *Gallotia stehlini* are adult within their fourth year of live. However, Böhme & Bischoff (1976: 110) refer to the young obtained by Bischoff (1974: 99) from a second clutch laid in a terrarium, which emerged in January 1974 after two months incubation and became fertile during late autumn of 1975.

An earlier clutch could be laid in April as in other Canarian lizards (see Molina et al. 1980), but this cannot be affirmed with the actual data at hand, in spite of the fact that no young of the year were seen. A very low natality and/or a great young mortality seems to be involved in the actual population dynamics. It is known (Bellairs 1975) that reptiles under environmental stress conditions reduce reproduction, and may even not breed each year. The Hierro Giant lizard could only perfectly breed once late in the year.

There are very few sites in the present lizard's range where enough stable soil is available to lay eggs. Depth of the earth[14)] rarely exceeds a few centimeters (4—10 cm) and is very exposed to the sun and wind, thus humidity is low. Orography may be the cause of why I did not register dewfall occurring in the valley a little away from the cliff. Eggs ought to be laid in the crevices and holes near the surface, where sand is accumulated. Humidity[15)] is better preserved there and usually higher (for instance, 54 % at 30 cm in a hole between rocks, 58 % at 50 cm in a crack in tuff and 66 % at 24 cm in a tube formed by a burnt fallen trunk during the eruption; air humidity was 48 %). Enough transferred heat is available depending on the conductivity of materials (30°C, 25°C and 24°C respectively; air temp. 25°C), high in rocks, low in volcanic tuff. Scurried

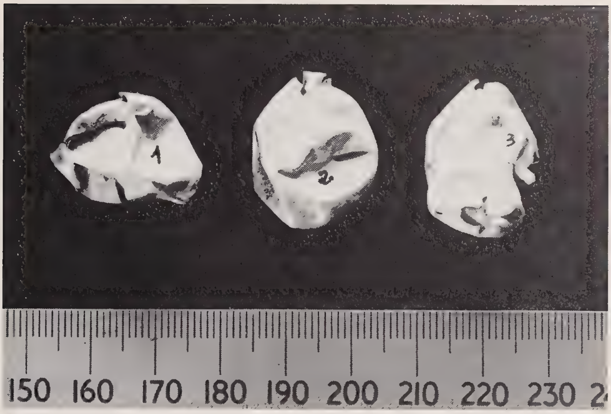


Fig. 14: Egg skins of Hierro Giant lizard found in Paso de La Calcosa, Gorreta (Sector II). Photo A. Machado.

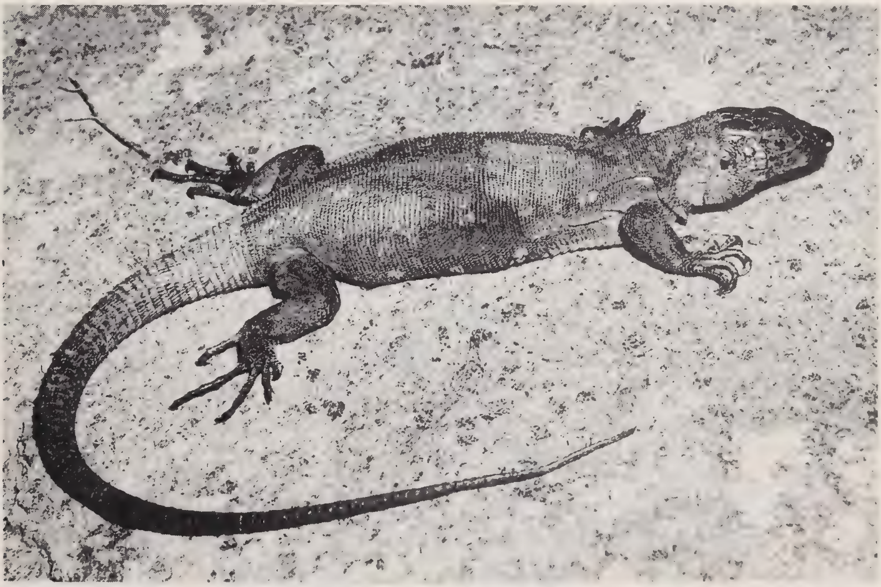
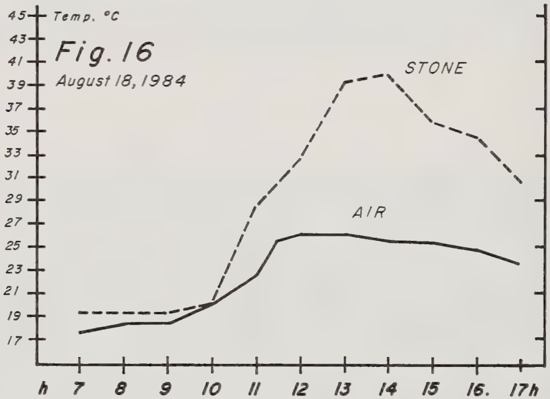


Fig. 15: Pregnant female of Hierro Giant lizard, total length 448 mm (specimen V-4). Photo A. Machado.

rain-water may create the appropriate humidity conditions in these chambers for egg development. This supposition could explain a late breeding season in the population, adjusted to the first rains that normally appear in September. After I left the cliff, a little rain fell (25th August), being registered by ICONA 16 l/m² at the nearby village of Frontera.

Activity

The weather conditions during my stay on the cliff were good, normally sunny and without wind. Because of the north-south orientation of the cliff of Tibataje, open to the west, the sun reaches its face only late in the morning. It is very noteworthy that the first portion touched by the sun rays coincides exactly with the very rim of the ridge where the lizards live. On August 17th this happened at 10 h 31 min; sunrise was at 6 h 38 min and sunset at 19 h 42 min. In figure 16 the thermometric regime measured in the air and on rock-surfaces is shown. A sharp increase occurs with the arrival of the sun. Lizards were seen active outside shortly after this moment, usually some individuals of *Gallotia galloti*



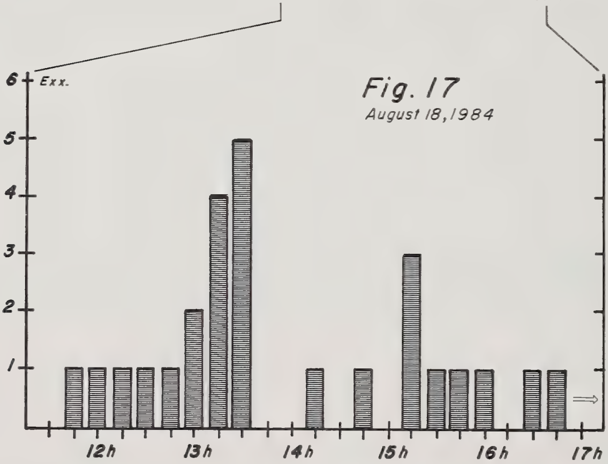


Fig. 16: Thermometric regime of the air and stone surfaces on August 18, 1984 at Gorreta (Hierro).

Fig. 17: Activity pattern of the Hierro Giant lizard on August 18, 1984 at Gorreta (Hierro).

caesaris, before those of the Giant lizard, which are very cautious and shy. Before they emerge[16)] they may lie for a long time (ca. 20—30 mins) near the entrance of their refuge or just poke their head. Thereafter, different basking and „head up low" attending patterns follow previous to any exploratory behaviour. This contrasts markedly with the much more "careless" conduct of the smaller *caesaris*, which gives the impression of fearing nothing.

Activity pattern was followed on one warm day (August 18th, max. temp. 26.0°C, average 22.2°C) in a defined area in sector I (ca 150—200 m²), observing from above counting the number of lizards seen every 15 minutes. The pattern obtained and presented in figure 17 shows an increase in the number of active lizards before maximum temperatures at noon; thereafter a retreat from the surface occurs (perhaps still active in crevices and holes) to be followed by a second, more extended but less intensive, active period in the afternoon. Several times I observed the Giant lizards basking and moving about till very late (max. at 19 h 32 mins; air temp. 23.8°C / stone temp. 31.6°C). The whole habitat is exposed to afternoon sunshine, till sunset. No nocturnal activity was detected. The same pattern is seen in *Gallotia galloti caesaris*, though starting earlier in the morning.

Body temperature was measured at the vent with a digital thermometer (Electrotherm M-99), just after the lizards were captured. Specimen V-6 was removed some minutes later, the temperature having risen to 39.5°C. Four measurements are valid: 35.1°C, 35.8°C, 33.1°C and 30.9°C. Thus, following Bellairs (1975), ecrictic temperature can be considered around 33.2°C. Mean body temperature in active *caesaris* gives a similar value: 32.1°C (n = 5; T. min. 26.7°C, T. max. 36.9°C).

Feeding

The number of direct field observations of lizards actively feeding was unfortunately low, as follows.

— A "big" specimen helped itself with the fore-limb to maintain a dry grass (*Bromus* sp.) while devouring it with snipping bites. It used the right fore-limb also to clean remains from around the mouth when finished.

— A "big" specimen ate completely one fresh flower of *Kleinia neriifolia* (long and tubular) that was lying on the ground.

— A "medium" sized specimen interrupted basking shortly to eat capsules of *Wahlenbergia lobelioides* which were close by.

— A "medium" specimen dedicated considerable time to eating a few dry leaves of *Lavandula* lying under a bush. This same individual sniffed at a cigarette end without any further consequence. Tobacco is a strong poison for lizards (I cleared all the area of stub ends; there were many!).

— A "small" specimen climbed down from an *Echium hierrense* which had many sprouting leaf buds on the lower parts, probably a consequence of the browsing of goats. Close inspection revealed that some of the buds had been partly eaten.

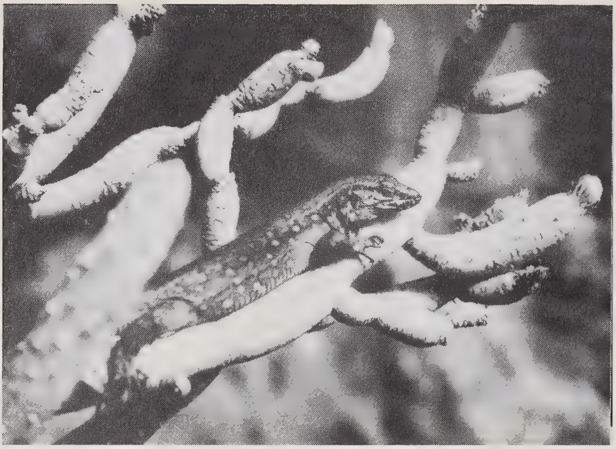


Fig. 18: Young Hierro Giant lizard (Specimen V-8) on *Kleinia neriifolia*, a succulent plant which is starting to bloom. Photo A. Machado.

— Another "small" specimen agilely climbed a leafless medium sized *Euphorbia obtusifolia regis-jubae* (6 branches, 1.20 m high). It stretched out its neck but failed on the first attempt. When better placed, it turned its head and tore off with a side bite a complete flower-head together with a piece of twig17). After ingesting this by chewing, it moved further up and pulled off with a strong tug an unripe fruit (3-celled capsule), which it maintained between the jaws and, after indecision, descended quickly and disappeared out of sight.

Salvador (1971) believed that a commensalism existed between the lizard of Salmor and the seabirds, whose droppings should have been exploited by the reptile. I dedicated some time observing if the lizards went to the spot where pigeon droppings were accumulated. They did not seem to have any preference for excrements nor did they show any interest when crossing the area. Only a young specimen when wandering about, stopped briefly to smell (?) a dropping of a bird of prey (seen from a distance). Worthy of mention is my observation of a *caesaris* halting at a fresh excrement of a congener and licking it twice.

This latter species was much more active and on many occasions, I saw the "nervous" animal snapping at flies or ants that alighted or passed nearby. This behaviour was not observed with the large species. Sometimes, the quick *Camponotus* ants even ran over the lizard's body and head. However, ants form part of the diet of the species.

As an indirect approach to the study of feeding biology, I concentrated on the analysis of excrements, which turned out to be of great value. Nonetheless, it may be of interest to first give a description of the excrement.

The excrements of *Gallotia* aff. *simonyi* (fig. 19) are long and cylindrical, with many irregularities. They commonly present a smooth curve that can form a sinuosity or a complete twist, in some cases, but rarely a strong angle. The first

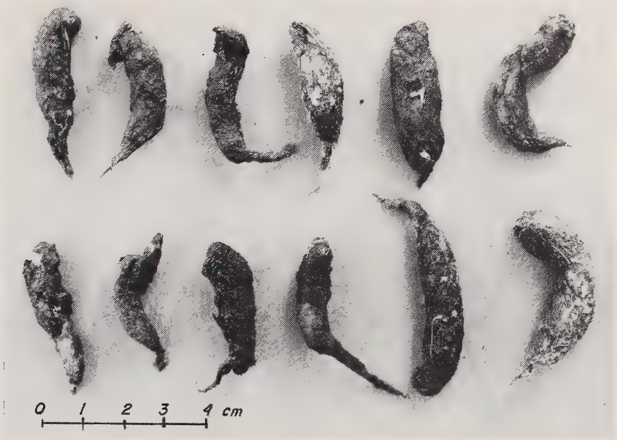


Fig. 19: Series of excrements of the Hierro Giant lizard. Renal excreta is missing. Photo A. Machado.

appearing end is blunt with almost the same thickness as the middle part. On the contrary, the other extreme shows a more or less acute point that ends in a filamentary fibrous prolongation of variable size and form (straight and hairlike, arched, looped, mucronated, etc). This "filament" is always shorter than the main body. The length varies from 2 to 6 or even 9 (maximum) cm (average medium size is 3—4 cm) and its diameter from 5.4 to 12 mm (average 8.1 mm). Weights are given in table II.

Table II: Excrement size class weights (in grams).

Category	Sector I		Sector II		Total	
Size	Number	Weight	Number	Weight	Number	Weight
Small	17	0.32	13	0.14	30	0.24
Medium	21	0.59	29	0.50	50	0.54
Big	10	1.15	10	0.83	20	0.99
Total	48	0.61	52	0.47	100	0.54

(Maximum weight = 1.2 gr)

Because of the fibrous constitution, they are moderately resistant. Their texture is thus rough and of dull aspect when fresh, varying from dark brown to blackish brown. One can easily distinguish vegetable fibres or poorly digested leaves on the surface, but only in few cases remains of insects are visible. Excrements of *Gallotia galloti caesaris* are, on the other hand, "earthy" and composed almost entirely of insect remains, being much smaller and lighter: 10—15 mm length, 3—5 mm diameter, and a weight of some 0.075 g (average of 32). Moreover, both ends are equally blunt.

The renal excreta is usually placed on the distal end of the excrement, in a lateral position. It consists of a mineral plaster that easily seperates off. When fresh this plaster is formed of two well delimitated portions, one of a bright white colour and the other of a vivid yellow. There are considerable mineral differences[18)] between these portions and I do not know their significance. It may be related to the lizard's biology: a herbivorous animal living under xerophytic conditions and not drinking water directly. Werner Bings (pers. comm.) told me that *Uromastix* has a similar double-coloured renal excreta.

Sixteen percent of the excrements collected were infected by a small ptinid coleoptera, which is endemic to El Hierro: *Casapus subcalvus* (Woll.). The exit holes can easily be recognized (1.7 mm diam.). The larvae and pupae are parasitized by white mites and by a small chalcid (Eurytomidae).

A group of one hundred excrements were selected and boiled in water to loosen them and then studied individually in clean water and glycerine under 10—80 X magnification. Small samples of most plant species were brought from the field to facilitate recognition. A card was made for each excrement content, taking note of the different materials but without quantifying them. Individual items' rests were simply marked "most, medium, or few", regarding their broad quantity in the content.

The data that resulted from the analysis are resumed in Table III in the form of a frequency table. That is to say, giving the percentage of the whole group (see Table II for excrement number of each class and sector) in which a specific item appears in an excrement (all values are rounded to an integer). This does not indicate how much of the item was in it. For instance, an excrement contained a flower of *Psoralea bituminosa*, while another large one had 205 folioles, or the record of six bumblebees. Thus, it is obvious that table III has little significance from an energetic point of view. However these qualitative figures allow us to gain a good idea of the lizards' preferences in relation to food availability at this season of the year.

In figure 20 data from both sectors of habitat have been united giving a better view of the frequencies relating to excrement classes. Animal material has been separated from vegetal, as in table III, and equally presented in descending order of the item's total frequency value. In this case, only the first five items have been included in the graph, the remainder in the "Others" category.

To give a broad quantitative vision of the materials encountered, I have given 100 points for items that constitute "most" of the excrement and 50 points for "medium". The spectrum obtained this way (fig. 21) has to be handled with great reservations, so far as it is based on excrement content proportions. One will find low values (few remains) for materials with a high digestability, which, on the other hand, constitute a significant income in the lizard's energy budget. *Euphorbia*, *Kleinia*, grasses and arthropods were very digested and may thus have a major role in the feeding biology of the lizard.

At this season of the year, the Hierro Giant lizard shows a definite preference for *Psoralea bituminosa* (= "tedera"), the folioles, buds and seeds which represent the majority (42 cases) in most excrements or a considerable (24 cases)

Table III: Frequency analysis (in %) of content of 100 lizard excrements (class sample size in brackets; see Table II). Values rounded to integers.

A.-Vegetal

Excrement class	Small (30)		Medium (50)		Big (20)		Total
Habitat sector	I	II	I	II	I	II	%
Psoralea bitumin.	88	77	95	90	100	88	89
Echium hierrense	18	77	52	41	70	60	49
Undet. seed + flow.	24	31	52	31	30	30	34
Gramineae	12	8	52	31	20	40	29
Euphorbia obtus.	53	23	38	14	30	10	28
Rumex fruits	12	23	33	14	30	30	22
Phyllis viscosa	6	15	10	38	20	20	20
Carlina salicif.	12	15	10	24	20	20	17
Kleinia neriifo.	—	15	5	28	10	10	13
Arthemisia thus.	12	15	10	10	—	20	11
Lavandula canar.	—	8	5	14	—	—	6
Trifolium sp.	—	23	—	10	—	—	6
Rubia fruticosa	—	23	—	—	—	—	6
Muscii	6	—	5	—	10	10	4
Paronychia canar.	6	8	—	3	—	10	4
Micromeria sp.	6	8	—	3	—	—	3
Globularia salic.	6	—	5	3	—	—	3
Lichens	6	—	—	—	10	—	2

B.-Animal

Excrement class	Small		Medium		Big		Total
Habitat sector	I	II	I	II	I	II	%
Ants.	71	31	33	31	20	30	37
Coleoptera	35	8	19	28	—	10	20
Other insects	18	23	10	14	30	—	15
Bombus canar.	6	8	29	10	10	20	14
Orthopteroids	18	—	10	7	20	20	11
Other hymenop.	—	15	10	7	10	—	7
Reptiles remn.	18	—	—	14	—	—	7
Diptera	—	15	10	7	—	—	6
Spiders	6	8	5	7	—	—	5
Feathers	6	8	5	—	10	—	4
Arthrop. (global)	94	54	76	59	50	50	66

part of the content. The easily recognizable folioles and hairy buds were in many cases poorly digested, but this could well be related to the "strength" of the fodder[19], which is also actively sought for by other herbivores (goats, sheep, etc).

The abundance of *Psoralea* in the lizard's excrement does not correlate with the visual abundance of the leguminous species in its habitat. Nonetheless, I believe that due to grazing pressure exercised by goats, *Psoralea* is growing more frequently between cracks and holes that are inaccessible to goats and similarly to me, but not for the lizards. They must search the plant selectively, perhaps

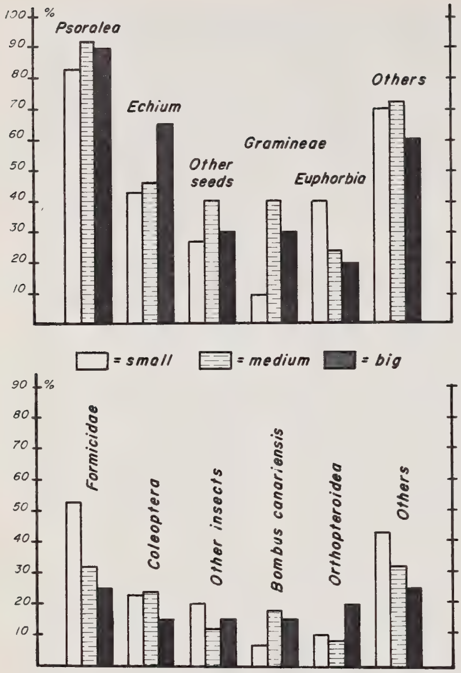


Fig. 20: Frequency analysis of 100 excrements of the Hierro Giant lizard (August 1984). Items shown in frequencies (%) of appearance. Blank = "small"; striped = "medium" and black = "big" excrements.

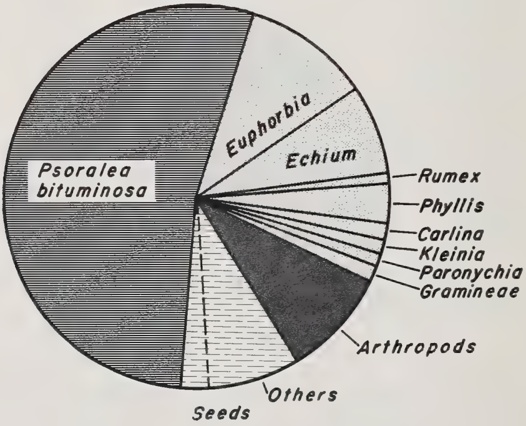


Fig. 21: Content spectrum of 100 excrements of the Hierro Giant lizard. Explanation in text.

as a result of its nutritional richness. Although, to me, food availability appeared not to be a limiting factor, other plant species may have low nutritious values, particularly *Euphorbia*, *Kleinia* and dry grasses. Excluding the young, most specimens observed were somehow meager, showing a characteristic fold on their flanks. Fat was also apparently missing from their tails.

From figure 20 one can deduce that *Echium* constitutes another good fodder-plant for the Hierro Giant lizard. It is a woody bush with lanceolate hairy leaves, very drought resistant and regularly available in the habitat. Furthermore, younger lizards seem to eat less seeds and dry grasses (poor in water), showing preference for succulent *Euphorbia*, which they can climb more easily than older specimens. The other dendroid succulent, *Kleinia* — which has no latex — may have an important role as a water supply when its leaves are in bloom[20)]. Both *Euphorbia* and *Kleinia* are summer deciduous. The latter was leafless with most flowers starting to open (already in bloom at lower altitudes), while the former was in all phenological stages: with leaves, most without leaves, with flowers, with green fruits and with dry fruits "shooting out" their seeds with the typical "tick" of the mechanism. One third to one half of the small flower bearing stems were missing (probably having been decapitated by young lizards in the way I had observed).

Rubia fruticosa ("tasaigo") is another plant favoured by goats (nutritious!) and possibly also by the phytophagus lizard, despite its spiny bordered leaves. However, almost all the individuals I saw were totally dry, which is uncommon and related to the severe drought and heat experienced at the beginning of the summer (many vineyards were similarly affected).

Martínez Rica (1982) cites the absence of insects in the diet of the lizard but does not mention how many excrements were studied. I found 66 % containing arthropod remains forming a complement to the plant material. According to fig. 14, younger specimens (= "small" excrement class) are much more entomophagous than larger specimens. However, a slight prey differentiation can be deduced. The latter prefer larger insects like bumblebees and various big orthopteroids (*Gryllus bimaculatus* De G., *Sphingonothus* sp., *Guanchia* sp.), while the former shows a clear preference for ants (mostly *Leptothorax* and *Monomorium*)[21]. Other insects found are listed in column A of table IV.

Worthy of mention are the few remains of vertebrate species encountered. Bird feathers (whole body-feathers or pieces of feathers) appeared in 4 % of excrements, and in one case, a piece of egg shell was included (in "small" excrement). Bellairs (1975) mentions a giant subspecies of the tiger snake (*Notechis ater serventyi*) that inhabits small islets off Tasmania, feeding on young chicks of *Puffinus tenuirostris* during their short breeding period. The snakes develop large fat reserves for the rest of the year, when food is scarce. I thought about this possibility for the Lizard of Salmor which could combine this source with a few plants and seabird food remains, etc., but unfortunately this can no longer be investigated. A certain degree of omnivory is shown by the Hierro Giant lizard, so it is not illogical that they may eat a broken or fresh bird egg and other occasional animal material.

Remains of *Tarentola* (including bones) were found in one "small"excrement. In a "medium" one, the presence of skin (incl. ventral scales) and bone remains and the four feet of a *Gallotia galloti caesaris* confirm a single case of possible

Table IV. Insects found in excrements of (A) Hierro Giant lizard (*Gallotia* aff. *simonyi*) and of (B) Hierro Common lizard, (*Gallotia galloti caesaris*).

Group	A	B
ORTHOPTEROIDS		
Sphingonothus sp.		X
Undet. locustid		X
Gryllus bimaculatus	X	
Guanchia sp.	X	X
Phyllodromica sp.	X	
HEMIPTERA		
Nezara viridula		X
Anthocorids		X
Other hemiptera	X	
LEPIDOPTERA		
Undet. microlep.	X	
Undet. Larvae	X	
DIPTERA		
Cecydomids		X
Tripetids	X	X
Lucilia sp.	X	
Other diptera		X
HYMENOPTERA		
Undet. chalcids		X
Undet. sphecid	X	X
Halictus sp.		X
Bombus caraniensis	X	
Formicidae	X	X
Other hymen.		X
COLEOPTERA		
Harpalus sp.	X	
Undet. histerid	X	
Undet. staphylinids	X	X
Attagenus sp.	X	
Undet. melyrid		X
Thanasimus paivae		X
Dapsa sp.	X	X
Coccinella algirica		X
Chilocorus renipustulatus		X
Scobicia sp.	X	
Hegeter sp.	X	X
Stenidea sp.	X	X
Lepromoris gibba	X	
Chrysolina grossopunctata	X	X
Cryptocephalus sp.	X	X
Dicladispa occator		X
Apion radiolus	X	X
Laparocerus sp.	X	X

predation (perhaps it was found dead). Tail vertebrae and whorl scales were more frequent (5 %). It is generally accepted (Bellairs 1975) that the proportion of tail regeneration in a lizard population is related to predation. However, I believe that the lizards do on occasions snap at their congener's tail when involved in persecute chases during the mating season. This could also explain the regeneration of the mid and end parts of tail observed in 25 % of the specimens captured (in other Canarian lizards this proportion is even much higher). In general, 7 % of excrements had reptile material.

Hierro Common lizard (*G. galloti caesaris*) excrements were studied too (32 exx), to see whether food competition could be deduced from their analysis. Considered as a whole, plant material forms a minor part though in some individual excrements it constituted the majority of the material. Leaves of *Rubia*, *Psoralea*, *Artemisia* and Gramineae were recognized (more triturated than in the Giant lizard) but fruits/seeds are much more frequent. However, insects should be the fundamental diet if one considers the amount of remains in the excrements. In table IV a list of the insects recognized is given (column B).

On comparing the spectra of both species one can observe that they do coincide to a certain extent. This implies a degree of competition primarily between *caesaris* and young Giant lizard. However, if one considers the ecology of the different insect groups and species listed, *caesaris* is seen to predate more on winged fauna and on planticole life. This type of trophic niche separation arises from the size difference and the greater agility of the smaller species (6.5 times lighter[22)]).

Behaviour

In a week of varied field work it is difficult to concentrate on behavioural observations. However, I would like to present some comments that may be of interest in the light of what is known from other reptiles.

As mentioned before, the Hierro Giant lizards were not particularly active. Most of the time, especially in the older specimens, is devoted to basking. This takes place on rocks near the entrance of their refuges, when not at the very entrance itself (morning). The sites selected are normally protruding with a dominating view around (see fig. 22). The range of the individuals was not determined, but in subsector IIb they wandered through most of it, though turning back to their specific refuges. Large size specimens were more sedentary.

It seemed to me as if the area was fairly divided up, each adult having its own refuge. Retreat was quick and always to the same place (or hole), even if they had to move when I was approaching. This does not apply to the smaller Hierro Common lizard.

They are almost always alert and detect and react very easily to new elements in their environment (a kestrel rapidly born up by the thermals provoked a instant turn of the head of a medium sized lizard that turned situated below). Only

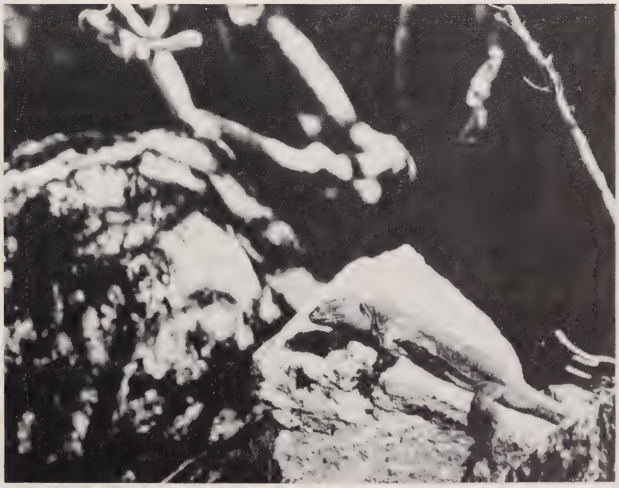


Fig. 22: Large sized Hierro Giant lizard basking on a stone with good overlook in Sector II (Calcosa, Gorreta). Photo A. Machado.

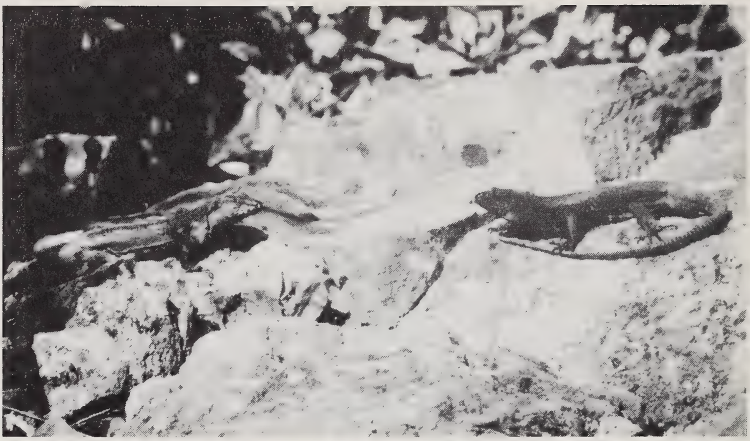


Fig. 23: Pair of Hierro Giant lizards before approach. Female left, male right. White design on body is due to skin moult. Photo A. Machado.

during the last days of my stay were my "neighbors" (those medium sized) less shy and more tolerant to my presence, approaching to a distance of three meters. The Hierro Giant lizard shows a general (young to a lesser degree) cautious conduct, even when eating. My impression is that the animal "fears" a predator, which could be a kestrel (for young specimens) or feral cats.

Almost all the animals seen were in different stages of skin moult (the two young were not!). During this process the remains of loose skin form irregular patterns on the animal (see fig. 1), which acquires an extraordinary cryptic capacity on mosaic lichen-covered stones, when observed from above.

Molina et al. (1980: 13) cite briefly an aggressive interaction seen at Gorreta[23)] between a Common (*caesaris*) and a young Giant lizard. The former species is much more abundant than the latter and their ranges overlap completely. So far as I saw, the small *caesaris* avoid their large congener by locating them and maintaining a "prudent" distance. On one occasion a hunting *caesaris*, climbing a rock, suddenly came face to face with a medium sized Giant lizard, 25—30 cm away. The instant reaction of *caesaris* was a backwards lateral jump and a short run to a stone nearby, creating a distance of 60—70 cm. Thereafter, it continued as normal. The Giant lizard dit not move, neither did *caesaris* produce its protective "peeps" (Bischoff 1974). These very audible "peeps" were heard frequently throughout all the week when *caesaris* were performing persecution chases.

One month earlier, on Gran Canaria, I recorded a short and rapid direct frontal run by a big *Gallotia stehlini* towards another male that was crossing 1.5 m in front of the hole were it was. No persecution took place. The aggressor stopped with extended head and fore-limb, its orange-tint gular region inflated; thereafter — being alone — it opened its mouth widely for a few seconds before retiring (seen from distance with binoculars).

During my stay in Gorreta, I did not observe any aggressive-defense territorial behaviour between specimens of the Giant lizard. The individuals I handled showed no aggression either, but simply struggled to try and escape[24]. Adult males of *stehlini* open their jaw showing the reddish interior, and if intimidated, produce a strong and prolonged guttural "hkjkjkjkjkj . . ."

Regarding sexual behaviour, I only recorded two observations when — after visual contact — a male approached a female (from 1—0.5 m). In the first case (see fig. 23) a touch of snouts took place and immediately the male disappeared followed by the female. In the other, the male touched the female's tail with its feet. The latter then climbed up and entered a crevice, reappearing one meter higher up on a ledge of the basalt wall. The male which was facing downward, began to bob the snout up and down on the spot where the female's tail had been (tongue was not put out), turned, and on repeating the head movements, followed the same path as the hidden female. When on the ledge top, he suddenly grasped transversally in his jaws a 4—5 cm twig(?) and moved out of sight (observed from 17 m below).

The four females captured were inspected for mating-bite scars on the neck region without results. Böhme & Bischoff (1976) consider the side neck-bite as an important ethological character of *Gallotia.*

To confront Bischoff's terrarium observation on the absence of ectoparasites (1974: 97) on Canarian lacertids, I can state the presence of mites on the Hierro Giant lizard, but I cannot confirm if they are the same as those frequently found, for instance, on wild *Gallotia galloti.* On the other hand, the use of the fore-limb he describes (Bischoff 1973) for *Gallotia stehlini* is confirmed in Hierro Giant lizard by the one observation described in the chapter on feeding. *G. galloti caesaris* scratched the neck with the hind-limb; two observations!

Colouration

The maximum sizes registered for the Hierro Giant lizard are total length around half a meter (470—509 mm) and from snout to vent 182—187 mm. This size should be taken as normal, but as in other lizard species, the very old individuals may grow to larger sizes.

The smallest specimen I studied is a young male from the last brood — I think —, measuring 357 mm total length (114 mm snout to vent). I have seen slides of individuals, apparently smaller, taken by C. Silva. They are very distinctively coloured, compared to adult specimens.

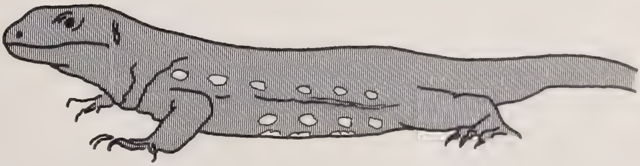


Fig. 24: Colouration pattern in adult Hierro Giant lizard.

The head is the most contrasting coloured part. Its upper parts are of a clear yellowish brown colour with an irregular black design. The large scales around the mouth and eye are bi-coloured, bright creamy-white variedly suffused with black, making a very striking pattern (fig. 25A). The smaller scales of the temporalia and gular region are similarly coloured, but on the latter a greenisch tint is present as well as a peculiar and notable design. This consists of two convergent lateral white stripes on each side (fig. 25B). The folds behind the collar bear some yellowish granules on their flanks. A similar yellowish scale prickling can be present on the other ventral parts, which are of a uniform light dirty-gray.

The body is brown with a greenish tint, darker in the middle of the back. A fairly dark narrow middle line (width = 4 scales) is present, being more conspicuous on the neck (fig. 25D). On the sides (fig. 25C) the lighter supraocular line gradually breaks up, diminishing, to finally disappear around the middle of body or even before[25)]. Between this diffuse stripe and the middle of the flanks, a broad darker band (starting from the tympanus) gives contrast to the series of 7—9 lighter spots which acquire a yellow colour towards the head. Two further series of light, more or less irregular blotches (= 6 scales), are placed above, between the diffuse stripe and the middle line. These blotches lack the dark tint and run along the body passing on to the tail. They show no peculiar colour. However, the blotch and spot series may lie close to one another and the blotches almost join up. Seen from above, this gives the impression of irregular light-coloured transverse bands. On the lower flanks, close to the darker lateral band, two more series of similar blotches are present, though less conspicuous due to the background being lighter. Furthermore, there is another series of 4 wider yellow spots close to the outer ventralia. Some of these may be divided into an upper and lower portion, the latter extending normally on the outer ventral scales (2—3). The anal region bears a carrot-orange tint and some scales of that colour extent onto the inner and posterior flanks of the hind-limbs, which may bear also orange blotches if the orange tint extends through all the ventral parts. The underside of the feet is lightly coloured.

The pattern of light blotches extends onto the limbs, too, endowering the young with a generally spotted appearance. Only the yellow spots (1—2—3) above the fore-limb axilla stand out.

On older medium sized animals one can recognize remnants of this spotted pattern (i. e. the light neck stripe), particularly in the females where it seems to persist for a longer period than in males. Another juvenile colour character that can be found on older specimens is a reddish tint on the ventral parts, particularly in the anal region, feet, hind limb flanks, but also on the ventralia and gular scales. Bi-coloured mouth and temporal scales may persist too.

The adult colouration is dull and simple. Animals are of a more or less dark gray-brown (sometimes like basalt), fairly blackish (this probably related to the moult). On the flanks the series of yellow spots are the only ones present,

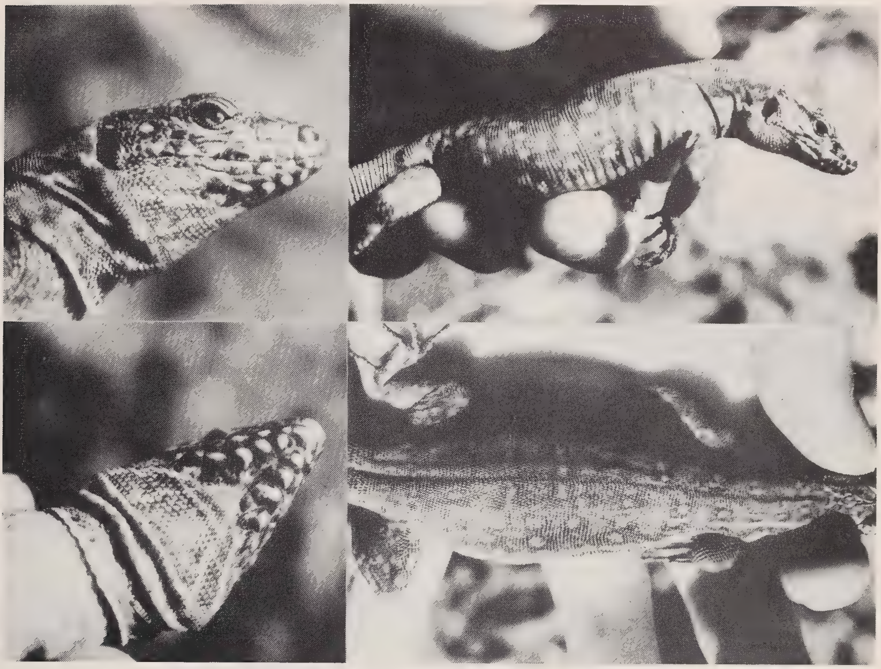


Fig. 25: Colouration details of young Hierro Giant lizard, snout to vent 114 mm (specimen V-8). A) Head, lateral view. B) Head, ventral view. C) Lateral view of body. D) Dorsal view of body. Photo A. Machado.

originally numbering 5 to 6, but frequently the posterior ones are faded or missing. At least the first — the "scapulary" spot — was always present or recognizable. It is usually yellower and bigger than the others and slightly oval (= 8 x 5 scales). Some specimens have two differentiated scapulary spots.

The ventrolateral spots (= 3—4 x 2—4 scales) are paler but more persistent, usually divided and extending onto a few ventral scales (2—3). Belly is gray with/without the reddish tint or individually coloured scales. The palm of the feet is darker and bordered with black; toes are ventrally black.

The colour pattern of the adult Hierro Giant lizard (see fig. 24) is similar to that described for the Lizard of Salmor (see fig. 4). The gular region has no distinctive colouration in either sex and the series of lateral spots are equivalent, whereas those of the latter are much more enlarged and, according to Steindachner, of yellowish green or brownish yellow colour (1889: 261) and dirty-yellow or dull bluish green (1891: 292); according to Boulenger (1891: 125) light yellow.

The ecdysis seems to be very prolonged in the Hierro Giant lizard, thus one can observe many different patterns and whitish designs as the skin is separating.

Table V. Measurements and pholidosis taken from eight living specimens of the Hierro Giant lizard.

Speciemen	V-8	V-6	V-2	V-1	V-4	V-3	V-7	V-5
Sex	male	female	female	female	female	male	male	male
Weight (g)	—	91.5	123	121.5	158.4	160	185.4	195.5
Total length (mm)	357	400	360	420	448	444	509	470
Snout-vent length (mm)	114	147	156	159	174	181	182	187
Pileus length (mm)	26.2	30.0	32.8	35.2	35.0	40.9	42.0	43.2
Head width [26] (mm)	12.8	13.9	15.1	15.0	15.5	17.5	17.7	17.9
Snout to tympanus (mm)	25.4	30.0	32.0	32.0	33.2	40.0	41.1	41.3
Gular max. width (mm)	19.3	20.5	25.2	25.0	24.3	33.8	35.0	36.0
Distance bet. legs (mm)	56	75	78	90	92	90	90	87.5
Supracil. granules n°	9/9	12/12	10/10	9/10	9/9	7/8	10/12	10/12
Supracil scales n°	7	7/8	6	5	6	6	6	6
Temporalia n°	66	62	56/57	54	54	57	62	58
Collaria n°	15	15	13	16	17	15	15	15
Gularia n°	34	30	32	29	29	33	29	30
Ventralia longitud. n°	19	21	19—20	19	17—18	19—20	18—19	18—20
Ventralia transver. n°	34	35	35	34	35	34	35	34
Dorsalia n°	—	92	88—92	85	93	98	96	91
Anal height	2.2	3.5	2.5	2.75	3.45	3.15	—	3.5
Anal width	2.8	3.9	5.5	6.05	7.55	4.55	—	3.9
Femoral pores n°	26/28	24/26	27/27	29/29	25/25	30/28	24/27	26/27
Lamelles 4the toe n°	32	32	30	30	28/29	32	32	32
Tail whorls n°	128	114	61 +	107	104	118	114	97
Tail status	complete	complete	reg.>61	complete	complete	reg.>27	complete	complete
Serrated collar	little	little	smooth	smooth	very	very	yes	very
Gular fold	incip.	yes (18)	incip.	v. little	incip.	nothing	nothing	nothing
Reproduction devel.	—	pregnant	pregnant	—	pregnant	—	—	—

Specimen data and remarks

Eight specimens were captured with traps, large plastic bags and rigid opaque polyvinyl tubes (70 cm long and 7 cm diameter) baited with tomatoes, cheese and grapes, and placed vertically in the vicinity of the lizards' refuges. On various occasions, several *caesaris* fell into the traps prior to the Giant lizards, which were much more reluctant to enter. After taking the vent temperature, the lizards were placed in the tubes. These were then sealed with sticking plaster and used to transport and keep the specimens individually at the cave-laboratory, the only place with shade.

To permit accurate weighing, counting, measurements and close up photography, the following procedure was used (tested before with *Gallotia stehlini* from Gran Canaria). The specimen is transferred to a wide one gallon glass jar (mouth 10 cm and base 16 cm diameter) where a small tube with cotton-wool has 2.5 ml of ether. It takes 10—20 minutes till they become torpid. Having lost part of its strength, the lizard is grasped with one hand and, with the other, a smaller plastic bottle (150 ml, 3 cm opening and 5 cm diameter base) containing an additional 2.5 ml of ether is put over his head like a helmet. Narcosis comes quickly after some resistance from the lizard. When eyes are kept closed for a while the specimen is usually ready for some minutes of manipulation. Then another dosis is applied, and so on, always avoiding a full narcosis. This can be continued several times (5—8) without danger or damage. Specimens recover completely within 30 to 45 minutes. If total narcosis occurs, no damage should be expected (*stehlini* at least is very resistant to ether dosis), though the vision of the animal be hampered.

Specimen data are included in table V and some of the photographs taken shown in figure 28.

One of the questions pending when I was instructed to prepare the Conservation Plan was to state whether the lizard population inhabiting the cliff belonged to *Gallotia simonyi*, a taxon that was established on specimens collected on the outer Rock of Salmor as mentioned before. Böhme & Bings (1977) announced that they were the same on the basis of comparing the magnificent lithography in Boulenger's article (1891) with a photograph (taken in 1975 in a room, by the local photographer of Valverde) of one of the two living specimens brought down from the cliff by herder Juan Machín and his nephew, and replaced a few days later by order of the Spanish authorities. This belief has always been generally accepted even before the population of Gorreta was discovered.

Thanks to the information provided by Mr. Wolfgang Bischoff during my stay in Bonn (on the occasion of the Herpetologia Canariensis Symposium, November 1984) and to the well preserved specimen of the Lizard of Salmor kept in the Museum of La Palma, I was able to state that this animal was different from that living today in Gorreta which, most probably, is the same one that existed in the past on the lower parts of El Hierro (see von Fritsch 1870, Böhme et al. 1976, Urusáustegui 1983). It is not my intention to describe any taxon on the latter animal, nor could I so far as a type is needed. Taxonomy and taxonomists should wait till the population is in better shape.

I will limit myself to exposing those main differences that I have detected and my general impression. The Lizard of Salmor and the Gran Canarian Giant lizard[27)] are broader and heavier animals, what should be confirmed by skeleton studies some day. The heads of these two animals have a triangular and acute shape, with pileus lateral margins straight convergent to the snout (subparallel). In the Hierro Giant lizard the pileus shape is more oval, with curved sides. The median supraocular plates (2—3) are much broader and, thus, a little protruding, giving the animal's eyes a slight ”frog”-like profile. Head of *simonyi* is flat, as in *stehlini.* See figure 26A.

The configuration of the snout in the Hierro Giant lizard differs, too (fig. 26B). Besides being more rounded, what first attracts the attention is the size of the nostril. It is very conspicuous, completely circular and much larger, with its diameter as long as the distance from its border to the mouth rim.

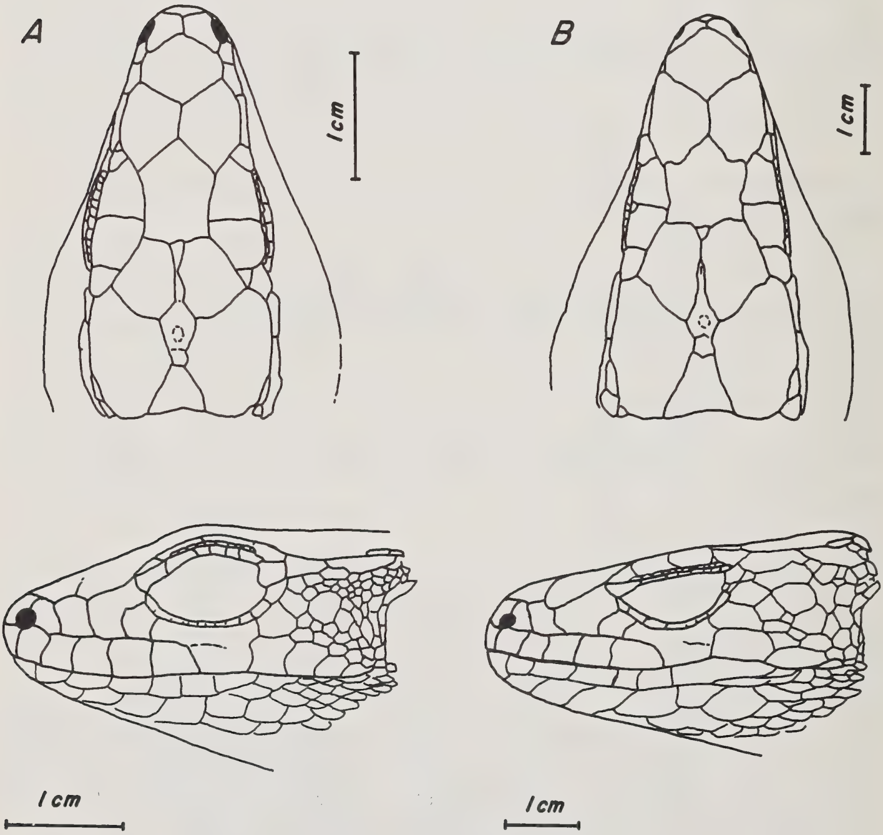


Fig. 26: Sketch of head of (a) Hierro Giant lizard and (b) Lizard of Salmor. Lateral and dorsal views.

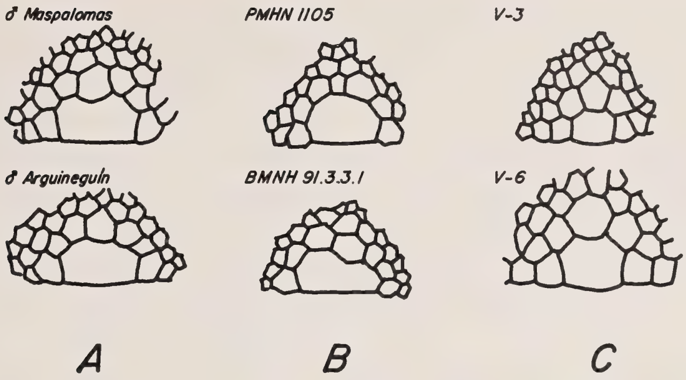


Fig. 27: Anal region of (a) *Gallotia stehlini* (b) *Gallotia simonyi* and (c) *Gallotia* aff. *simonyi.*

The temporal region in the Lizard of Salmor has few but large plates, an average number of 28.9 (min. 33 and max. 39) while the Hierro Giant lizard shows a clearly differentiated large massetericum (+1) and many smaller plates, an average number of 58.4 (min. 54 and max. 66). According to Boulenger (1920) *stehlini* temporal scutellation varies between 75 and 110.

In the former, the preanal plate is bordered by the three semicircles of small scales, the first of which has 7 (one BMNH specimen has only six, but still small). The preanal region of the latter is different (see fig. 27), showing larger and fewer plates. The preanal is not so differentiated in size from the other plates, of which only 5 are in touch with the preanal in the six specimens studied. In 33 individuals of *Gallotia stehlini* inspected by Mr. López Jurado, the average number is 6.4, varying between 6 and 7, as in *simonyi.* Peters (1961) gives a high taxonomical value to the anal region and Arnold (1973) says that there is some tendency for the larger species and those from arid regions to have higher numbers of scales.

When I first saw the Hierro Giant lizard in nature, I thought immediately of a different animal, a separate species from the Gran Canaria Giant lizard. Taxonomists were still discussing two independent lines, or a single polytypic species: *Gallotia simonyi simonyi* and *Gallotia simonyi stehlini.* Only now, I realize that my first impressions were probably right, but with different consequences. In the four papers I have prepared simultaneously for this occasion, I have preferably used the following common names that avoid misunderstanding: the Gran Canaria Giant lizard, the Lizard of Salmor, and the Hierro Giant lizard[28], and when using Latin names, I conventionally applied *Gallotia stehlini*, *Gallotia simonyi* and *Gallotia* aff. *simonyi* respectively. The term "giant" may not be very appropriate for lizards of 50—80 cm length, but as such it is already introduced in the literature and legislation.

There are enough differences between these animals to make one think of separate though related species. Disregarding taxonomic status, I feel that there are more relevant relations between the Lizard of Salmor and the Gran Canaria Giant lizard (body structure, anal region, etc) than between the former and the Hierro Giant lizard, despite their geographical vicinity and common characteristics (colouration, tricuspid teeth, etc). On the other hand, the latter and its congener from Gran Canaria are less related. Therefore I have used the name *Gallotia* aff. *simonyi.*

However, if one would accept and introduce these relations into nomenclature, then we may come to the old concept of *Gallotia simonyi* being polytypic (*simonyi* = Salmor, *stehlini* = Gran Canaria) and an independent undescribed species on El Hierro. Whereas this sounds shocking, it can be more confusing if we consider that according to Joger & Bischoff (1983), geckos collected on the "Roques del Salmor" are *Tarentola delalandii* (Dum. et Bibron), a species endemic to Tenerife and La Palma, instead of *Tarentola boettgeri hierrensis* Joger & Bischoff[29], which inhabits El Hierro. The striking side of science is that there always is a next question.

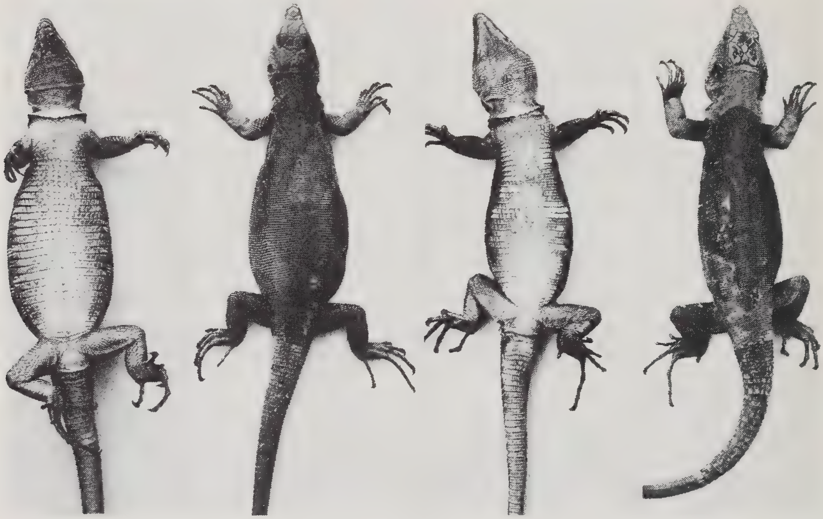


Fig. 28: Hierro Giant lizard. Right: Male V-3 in dorsal and ventral view; Left: Female V-4 in dorsal and ventral view. Photo A. Machado.

Explanation of footnotes

1 Various spots baited and visited 3—4 days afterwards to check presence of excrements. This was done in Valle de El Golfo at Punta de Arelmo and La Mella, cliffs above Las Puntas, Mirador de Vascos and cliff base below; in the SE, Morro Negro (in front of the Parador Nacional), Rincón de la Palmita, Cantadal del Pajero de Bernabé, Punta de Arena de los Cardones and Mirador de las Playas.

2 Access is very difficult and only possible with an extremely good sea. One has to jump and cling to prominences on its SE face, which is the only climbable access.

3 Some plant identifications have been checked by M. Aguilar and C. León-Arencibia Department of Botany, University of La Laguna.

4 Boettger & Müller (1914) recorded *Gallotia galloti caesaris* from the Roque Grande, where it still lives (obs. July 1983, A. Martín, pers. comm.).

5 On page 83, under Reptiles ". . . y el lagarto verde y pardusco dorado (*Lacerta galloti*), peculiar del pais, y muy colérico, del cual se encuentra una clase corpulenta y temible en uno de los Roques de Salmor, hacia la parte norte de la isla del Hierro." / . . . and the green golden brown lizard (*Lacerta galloti*)peculiar to this country, and very choleric, of which a corpulent and fearful type is found on one of the Rocks of Salmor, in the north of the island of El Hierro (literal transl.).

6 The well known reference of Viera y Clavijo has its origins in a manuscript presented to him for correction, by his Teneriffan friend, Urusáustegui, who visited Hierro in 1779. This very interesting manuscript together with some letters of Viera to Urusáustegui has been published only recently (see Urusáustegui 1983).

7 The most extended version originates from a very talkative man who was quite young (12 years) when events occurred. He tells today of lizards of 5 kg (see Salvador 1971), of one meter long and more (nine in Tilsdall 1984), huge glass bottles with at least 25 specimens and about the animals jumping into the water, swimming, and climbing the rock again . . . (J. B. P., interview Aug. 24, 1984).

8 H. B. Cott gives this address in his paper on *Hyla arborea meridionalis* in Gran Canaria (1934).

9 A plastic pot allowed to roll off from the habitat was found later in the same place as the excrements, just below. According to herders' information, the lizards extended to the base of the cliff but were killed by dogs some twenty years ago. Regressional aspects will be discussed in another paper.

10 Other lichens recorded in the lizard's habitat are: *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Collema ryssoleum* (Thuck.), *Dimelaeana radiata* Tuck., *Lecanora sulphurella* Hepp., *Lecanora* cf. *atra*, *Lecidea subincongrua* Nyl., *Rinodia* sp., *Squamarima cartilaginea* (Vith.) P. James and *Toninia toepfferi* (B. Stein) Naváz. All have been identified either directly from samples or from color photographs by Mr. L. Sánchez-Pinto (Museo Insular de Ciencias Naturales, Tenerife).

11 Carlos Silva, formerly the ecologist of the Cabildo Insular de Tenerife, visited the area several times and took the first pictures of the lizard that were published (Blas Aritio 1976) and used for a conservationist campaign. As a result, a program was made by Spain's national television in 1978.

12 See: A. Martín & A. Machado: Nidificación de la Lechuza Común (*Tyto alba*) en la Isla de El Hierro, y datos sobre su alimentación. — Vieraea 15 (1985): 43—46.

13 The ants were identified by Dr. J. Barquín, Departement of Zoology, University of La Laguna.

14 Analysis of a sample revealed: pH 7.9, Organic mat. 1.19; Carbon 0.69; conductivity 8.42; Thick sand = 61.71 %, fine sand = 25.12 % and clay + lime = 13.17 % (Dr. M. Tejedor, Department of Edaphology, University of La Laguna).

15 Measurements taken with an American Instrument Company Mini-Reader.

16 Giant lizards that were kept overnight in plastic tubes, commenced activity the next day at 6 and 7.30 a. m. (body temperature 21.6°C, air temperature 19.8°C).

17 *Euphorbia* spp. have latex but this seems not to be an impediment — at least in dendroid euphorbias — for lizards (see Molina Borja 1981).

18 An analysis conducted by Dr. M. Tejedor (Department of Edaphology, University of La Laguna) with a Microprobe (starting at Na) revealed the following percentages: White portion, for Mg = 10.78 %, Al = 50.81 %, Si = 10.56 %, S = 3.66 %, Fe = 4.65 % and Cu = 19.45 %; yellow portion, for Al = 47.70 %, S = 11.42 % and Cu = 40.88 %.

19 Unpublished data from analysis carried out by INCIA (Instituto Canario de Investigaciones Agrarias) and generously transmitted by Miss P. Méndez reveals following contents: Total protein = 16.53 %, total fats = 6.45 %, total fiber = 35.09 %, ash = 6.21 %.

20 *Aeonium* rosettes are succulent too and very rich in water. However, the signs I observed on those having been eaten, always corresponded to mice and to beetles, probably tenebrionids (*Hegeter* and *Pimelia*).

21 Small insects are probably ingested by large lizards when feeding on plant leaves and buds.

22 Weight increase (in milligramms) calculated as an average of 7 Giant lizards and 6 *caesaris*, is, for each millimeter of snout to vent size, 880 mg and 136 mg respectively.

23 Dr. J. M. Molina (Department of Animal Physiology, University of La Laguna) visited the lizard's habitat on two occasions: September 1975 (with Dr. J. P. Martínez Rica) and October, 1978.

24 An adult semi-narcotized male placed on the back of my hand to take a portrait of both of us, dedicated to me an "impression" display ("exhibición", see Molina 1980) when I drew my face near.

25 This stripe may be continuous in other specimens. *Gallotia stehlini* presents both "striped" and "spotted" young (see Bischoff 1974: 101).

26 Head width was measured at the eyes level.

27 Data: *Gallotia stehlini*, Maspalomas, snout-vent length = 205 mm, weight = 328 gr; Arguineguín, snout-vent length = 228 mm, weight = 397 gr.

28 Other names used in literature could guide to confusion. Salvador (1971) and Martínez Rica (1982) use the name "Lagarto Negro del Hierro" which means the "Black lizard" of El Hierro. *Gallotia galloti caesaris* present melanic individuals (black males) which are well known by people in El Hierro as "meritos".

29 *Tarentola boettgeri boettgeri* Steind. is endemic to Gran Canaria.

Acknowledgements. Besides my gratitude to all colleagues referred to in the text and footnotes for their personal comments, data and determinations, I would like to express my sincere gratitude to the following persons: To my fellows of ICONA on Hierro, headed by Don Zósimo, for their collaboration; to Mr. Juan Pedro Pérez Machín, the watchmen of the Hierro Giant Lizard population, who helped me tremendously on the cliff and brought up the needed food and water every day; to Miss Cristina Machado for her assistance with the excrement study; to Mr. Keith Emmerson and Marnie Knuth for their great assistance with the English manuscript; to Mr. Luis Felipe López-Jurado (Las Palmas) for discussing the manuscript; to Dr. Rainer Hutterer for his help with the manuscript's edition, and especially, to all those persons on El Hierro who were extraordinarily collaborative during the research. This contribution is dedicated to the people of El Hierro.

Zusammenfassung

Im Auftrag des spanischen nationalen Naturschutzinstitutes ICONA erarbeitete der Autor einen Plan zum Schutz und zur Erhaltung der vom Aussterben bedrohten Hierro-Rieseneidechse. Im August 1984 führte er eine gezielte Befragung ortskundiger Hirten und eigene Untersuchungen aller als für die Art geeignet erscheinenden Biotope auf Hierro durch. Danach ist davon auszugehen, daß die Rieseneidechse nur noch mit einer Population in der Gorreta im Valle de Golfo existiert; diese ist seit 1975 bekannt.

Dieses Vorkommmen umfaßt eine Felsfläche von 1500—2000 m² im Risco de Tibataje. Trotz seiner geringen Größe bietet dieses Habitat den Eidechsen gute Lebensbedingungen. Sein topographischer und geologischer Aufbau, mikroklimatische Verhältnisse sowie die dort vorkommenden Pflanzen- und Tierarten werden beschrieben. Als Nahrungskonkurrenten der Eidechsen kommen verwilderte Ziegen vor, mögliche Freßfeinde sind Turmfalken (für Jungtiere) und verwilderte Hauskatzen.

Anhand unterschiedlicher Verfahren ergibt sich eine geschätzte Population von ungefähr 100 Rieseneidechsen in diesem Vorkommen, was einer Populationsdichte von 500 Individuen pro ha entspricht. Die geschätzte Populationszusammensetzung nach Größen/Altersklassen ist 0:2:8:5:1 (Jungtiere desselben Jahres / Jungtiere des vorhergehenden Jahres / Tiere mittlerer Körpergröße / große adulte Tiere / sehr große adulte Tiere). Nach der direkten Beobachtung wurde ein Anteil der Jungtiere an der Gesamtpopulation von 12.5 % geschätzt, nach Größenklassen der Kotballen an Anteil von 7.5 %. Damit ist der Anteil der Jungtiere so gering, daß die Gefahr besteht, daß die Population zusammenbricht, die Art also akut vom Aussterben bedroht ist.

75 % der gefangenen adulten Weibchen waren trächtig; sie hatten 8—12 Eier. Wahrscheinlich legen sie einmal im Jahr, ungefähr im September. Nach den wenigen gefundenen Eihüllen, aus denen Junge geschlüpft zu sein schienen, schließt der Autor auf einen möglichen Schlüpferfolg von nur 25 % pro Gelege.

Die Hierro-Rieseneidechsen sind am späten Vormittag und Nachmittag bis zum Sonnenuntergang aktiv, während der Mittagshitze ziehen sie sich in ihren Unterschlupf zurück. Weitere Verhaltensbeobachtungen werden berichtet. Die Vorzugstemperatur liegt bei 33.2°C.

Nach Kotanalysen ernähren sich die Tiere hauptsächlich von Pflanzen; im Untersuchungszeitraum machten Reste der eiweißreichen Leguminose *Psoralea bituminosa* L. 54 % des Gewichtes der analysierten Kotballen aus. In 66 % aller Kotproben fanden sich in unterschiedlichen Anteilen tierliche Reste, überwiegend Insekten. Bei jüngeren Tieren waren Insekten relativ häufiger. Damit besteht zwischen Jungtieren der Hierro-Rieseneidechse und den im gleichen Lebensraum vorkommenden, mehr auf Insektennahrung spezialisierten Westkanareneidechsen bis zu einem gewissen Grad Nahrungskonkurrenz; beide Arten unterscheiden sich allerdings auch etwas in ihrem Nahrungsspektrum. Reste von Westkanareneidechsen und Kanarengeckos waren nur in 2 % der Kotproben von Rieseneidechsen nachzuweisen.

Die 8 gefangenen und wieder ausgesetzten Hierro-Rieseneidechsen werden in ihrer Färbung, Zeichnung, Beschuppungsmerkmalen, Gewicht und Körpermaßen beschrieben. Sie unterscheiden sich von der Salmor-Rieseneidechse *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) und der Gran Canaria-Rieseneidechse *Gallotia stehlini* (Schenkel, 1901) in Körperbau, Kopfform, Temporalbeschuppung und präanaler Beschuppung. *Gallotia simonyi* , mit der die Hierro-Rieseneidechse bisher als artgleich angesehen wurde, ist in historischer Zeit nur vom Roque de Salmor Chico nachgewiesen und heute ausgestorben. Der Beitrag enthält Daten zu den 10 bekannten Museumsexemplaren dieser Art. Der Autor sieht die Hierro-Rieseneidechse als eigenständiges, bisher unbeschriebenes Taxon an. Die genaue Klärung dieses Problems sollte jedoch sinnvollerweise erst dann erfolgen, wenn die einzige überlebende Population wieder mehr Individuen umfaßt.

Resumen

Al autor le fue encomendada por el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), la elaboración del programa de conservación del Lagarto Gigante del Hierro, el cual resultó ser una especie aun no descrita y diferente de *Gallotia simonyi* (Steind.), taxon al que se había asignado anteriormente. Este último, el Lagarto de Salmor, se ha de considerar como extinguido. Se describe en detalle su única localidad conocida, el Roque Chico de Salmor, a la vez que se aporta diversa información concerniente a los diez únicos ejemplares depositados en museos. Asimismo, se presentan los datos y medidas concretas del ejemplar bien preservado que existe en el Museo Insular de Historia Natural de La Palma.

Durante el mes de agosto de 1984 se realizaron diversas investigaciones relacionadas con el Lagarto Gigante, en la isla del Hierro (Islas Canarias). Mediante encuestas a los pastores e inspección directa de áreas apropiadas, se intentaron localizar más poblaciones del lagarto gigante, pero con resultados negativos. Su distribución actual parece restringida a la pequeña población de Gorreta (Valle del Golfo) que fue dada a conocer en 1975.

Su habitat se limita a la cresta de un saliente del farallón rocoso de Tibataje; unos 1500—2000 m² de terreno muy abrupto y rocoso, rico en grietas y otros refugios. Los límites actuales de la población se determinaron por presencia/ausencia de excrementos del lagarto, y se comentan algunos de los factores ecológicos involucrados. Se presenta una descripción general de la geomorfologia y geología del habitat, vegetación y fauna principal, influencias humanas y microecología. El biotopo, a pesar de ser reducido, parece ofrecer condiciones ambientales adecuadas — óptimas en el risco — para la vida reptiliana (temperatura, refugios, etc). A pesar de que la disponibilidad de alimento no parece ser un factor limitante, se infiere que la presión de las cabras sobre la vegetación es un factor de competencia adverso. Los cernícalos y los gatos cimarrones, especies

comunes en el risco, son considerados como depredadores potenciales, y una seria amenaza para los lagartos jóvenes y adultos, respectivamente.

La densidad de población fue calculada a base de segregar el habitat en sectores, marcar los lagartos con pintura en la cabeza y realizar conteos posteriores. Al extrapolar a todo el habitat los valores estimados para los sectores visibles, se obtiene una población total de un centenar de indivíduos (96—118). En consecuencia, la densidad resulta 15—20 m^2 por animal (500 exx/has).

La estructura de la población (fenofase estival) se estima como 0 : 2 : 8 : 5 : 1 a lo que se añade una visión complementaria deducida del histograma de frecuencias de clases de diámetero en 160 excrementos recolectados. La proporción de jóvenes que se obtiene de este modo es de 7.5 %; algo menor que en las observaciones de campo (1 : 8). Es muy probable que nos encontremos ante una población en proceso de colapsamiento. En consecuencia, el Lagarto Gigante de El Hierro ha de ser considerado en grave peligro de extinción.

No se vieron indivíduos nacidos en el año. La fertilidad de la población ronda el 75 % de las hembras (sex ratio 1 : 1). Las hembras grávidas portaban unos 8—12 huevos. Sin embargo, el hallazgo de sólo tres pellejos viejos con señales de salida normales, da pie a suponer que el fracaso en las puestas es muy alto (1/4?).

La actividad diaria de los lagartos es prolongada: empieza tarde por la mañana, se interrumpe en superificie a mediodía y continúa luego hasta el atardecer. La temperatura eccrítica obtenida es 33.2°C (media de 4 indivíduos). Se describen todas las observaciones directas de alimentación y se comentan aquellos otros aspectos des comportamiento observados, que revisten interés y que están relacionados con las interacciones inter- e intraespecíficas, manipulación con las patas delanteras, conducta sexual. producción de sonido, etc.

En gabinete se examinó el contenido de 100 excrementos, obteniéndose el espectro (cualitativo) de preferencias alimentarias del lagarto. La principal fuente energética son las plantas (hojas, yemas y frutos). Una leguminosa rica en proteinas, *Psoralea bituminosa* L., constituye el 54 % de los excrementos en esta época del año (verano). De todos modos, en el 66 % de los casos aparece materia animal en proporción variable (appr. 7—8 %), insectos, en su mayor parte. Esta proporción de insectos es mayor en los ejemplares jóvenes. La comparación con el contenido de 32 excrementos de *Gallotia galloti caesaris* (Lehrs, 1914), especie más entomófaga con la cual cohabita, refleja un cierto grado de competencia alimentícea entre ésta última y los jóvenes del Lagarto Gigante. No obstante, también se infiere also de separación de nichos. La predación del Lagarto Gigante del Hierro sobre *G. caesaris* y *Tarentola* parece ocurrir en bajas proporciones, 2 %.

Los ocho ejemplares capturados fueron narcotizados con éter para poderlos pesar, medir y fotografiar en detalle. Se aportan todos los datos obtenidos así como la descripciones de la coloración en jóvenes y adultos. La estructura general del cuerpo, la forma de la cabeza, las escamas de la región temporal y las de la región preanal son presentadas como las principales diferencias entre *Gallotia simonyi* (Steind., 1889), *Gallotia stehlini* (Schenkel. 1901) y el Lagarto Gigante del Hierro. Este ultimo se considera como un taxon independiente, aun no descrito (*Gallotia* aff. *simonyi*) y que deberá describirse en un futuro cuando la población esté en mejores condiciones y pueda retirarse un ejemplar para holotipo.

Este trabajo está dedicado a los habitantes del Hierro.

References

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta, Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25 (8): 289—366.

Bannermann, D.A. (1963): Birds of the Atlantic Islands. Volume one. A history of the birds of the Canary Islands and of the Salvages. — Edinburgh and London: Oliver & Boyd, 358 pp.

Bellairs, A. (1975): Los Reptiles. — T. 11 in Historia Natural Destino, 850 pp. (Barcelona).

— & J. Attridge (1978): Los Reptiles. — H. Blume Ediciones, 261 pp (Madrid).

Bischoff, W. (1973): Über eine bemerkenswerte Verhaltensweise von *Lacerta simonyi stehlini*. — Aquarien und Terrarien 20: 278—279.

— (1974): Beobachtungen bei der Pflege von *Lacerta simonyi stehlini* (Sauria, Lacertidae). — Salamandra 10 (3/4): 93—103.

—, H.K. Nettmann & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15 (3): 158—175.

Blas Aritio, L. (1976): El libro rojo de la fauna española. — Madrid: Incafo, 191 pp.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 14: 67—78.

Böhme, W. & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11 (1): 39—46.

— & — (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13 (2): 105—111.

— & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra 12 (3): 109—119.

—, —, H.-K. Nettmann, S. Rykena & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia. Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 157—166.

Boulenger, G.A. (1891): On Simony's Lizard, *Lacerta simonyi*. — Proc. zool. Soc., London, 1891 (13): 201—202, pl. 18—19.

— (1920): Monograph of the Lacertidae. Volume I. — London, Trust. Brit. Museum, 352 pp.

Bravo, (1982): Formaciones geológicas en la Isla de El Hierro. — Instituto de Estudios Canarios, T. 50 Aniversario, I Ciencias, 83—99 (S/C de Tenerife).

Cañizo, J. del (1954): Invasión de la langosta peregrina (*Schistocerca gregaria* Forsk.) en Canarias (Oct. 1954). — Bol. patol. veg. y ent. apl. 20: 409—431.

Champion, C.L. & L. Sanchez Pinto (1978): Catálogo preliminar de los líquenes de las Islas Canarias. — Instituto de Estudios Canarios. Santa Cruz de Tenerife.

Cott, H.B. (1934): On the ecology of *Hyla arborea* var. *meridionalis* in Gran Canaria, with special reference to predatory habits considered in relation to the protective adaptations of insects. — Proc. zool. Soc. Lond. 1934 (2): 311—331.

Fejervary, G.J. von (1914): Über kanarische Lacerten. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 64 (9/10): 320—333.

Fritsch, K. von (1870): Über die ostatlantischen Inselgruppen. — Ber. senckenb. naturf. Ges. 1870: 72—113.

Hausen, H. (1973): Outlines of the geology of Hierro (Canary Islands). Soc. Sci. Fennica, Comm. Phys.-Math. 43 (1): 65—148.

Heatwole, H. (1976): Reptile Ecology. — University of Queensland Press, 178 pp (Queensland).

Heselhaus, R. (1981): Der Lebensraum der Kanarischen Rieseneidechse, *Lacerta simonyi stehlini*. — Aquar. — u. Terrar. — z., 34 (2): 66—67.

Joger, U. & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34 (4): 459—468.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — XV, pp. 433—456 in Kunkel, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. — Monographia biologica 30. The Hague, W. Junk Publishers.

Lorenzo Perera, M.J. (1980): El ara de sacrificio de Punta Gorda (Costa de Sabi-

nosa. el Hierro), y algunas consideraciones sobre economía, sociedad y vida espiritual prehispánica herreña. — S/C de Tenerife, Aula de Cultura. Homenaje a Alfonso Trujillo, Arte y Arqueología. Tomo I. 831—892.
Manrique y Saavedra, A.M. (1873): Elementos de Geografía é Historia natural de las Islas Canarias . . . — Las Palmas: Ramírez, 98 pp.
Meade-Waldo, E.G. (1890): Further notes on the birds of the Canary Islands. — Ibis, Ser. VI, 2: 429—438.
Martínez Rica, J.P. (1982): Primeros datos sobre la problación de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steind.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia 2 (4): 369—380.
Molina Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 8: 43—78.
Molina, M., A. Marrero, A. Carnero & F. Perez (1980): Reptiles y anfibios de Canarias. 2. Biología y etología de los lacértidos canarios. — Aguayro, 123: 12—14.
Parker, H.W. & A. Bellairs (1975): Los Anfibios y los Reptiles. — T. 10 in Historia Natural destino, 423 pp (Barcelona).
Peters, G. (1961): Die Perleidechse (*Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Subgenus *Gallotia* Boulenger. — Mitt. zool. Mus. Berlin 37 (2): 271—285.
Rogner, M. (1981): Einfach zu pflegende Kanarische Rieseneidechsen. — Das Aquarium, 15 (139): 38—40.
Salvador, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi.* Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.) 69: 317—320.
Santos Guerra, A. (1980): Contribución al conocimiento de la flora y vegetación de la isla de Hierro. (I. Canarias). — Fundación Juan March, Serie Universitaria 114, 51 pp (Madrid).
Schenkel, E. (1901): Achter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. — Verh. naturf. Ges. Basel 13 (1): 142—199.
Siebenrock, F. (1894): Das Skelett der *Lacerta Simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. — Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Classe 103 (1): 205—292.
Simony, O. (1890): Ueber eine naturwissenschaftliche Reise nach der westlichen Gruppe der Canarischen Inseln. — Mitteil. der K. K. Geograph. Gesell. in Wien 3: 145—176; 4: 209—231.
— (1892): Die Canarischen Inseln, insbesondere Lanzarote und die Isletas. — Schrift. Vereins Verbr. naturwiss. Kenntnisse in Wien 32: 353—398.
SPA-15 (anonymous) (1975): Estudio científico de los recursos de agua de las Islas Canarias. — Madrid: SPA/69/515.
Steindachner, F. (1889): Ueber eine von Prof. O. Simony auf den Roques del Zalmor bei Hierro (Canarische Inseln) entdeckte neue Eidechsenart von auffallender Größe, *Lacerta simonyi* Steind. — Anz. Akad. Wiss. Wien 26 (27): 260—262.
— (1891): Ueber die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Annalen des k. k. naturhist. Hofmuseums 6 (3): 287—305.
Tisdall, M. & A. (1983): Tenerife and the Western Canary Islands. — Roger Lascelles, Cartographic and Traveller Publisher, 200 pp (Brentford).
Urusaustegui, D.J.A. (1983): Diario de viaje a la Isla de El Hierro en 1779. — La Laguna: Centro de Estudios Africanos. Colectivo Cultural Valle de Taoro, 149 pp (ed. de M.J. Lorenzo Pereral).
Wevers jr., A. (1909): *Lacerta Galloti* und *Lacerta simonyi* — Lacerta 1902 (2): 8.
Wijfells, L. (1956): *Lacerta simonyi stehlini* in het terrarium. — Lacerta 14 (11/12): 83—84.

Antonio Machado, Instituto Nacional para la Conservación de Naturaleza, Aptdo 619, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 471—480	Bonn, Oktober 1985

Sinopsis del Plan de Recuperación del Lagarto Gigante del Hierro

por

Antonio Machado

Introducción

Los Planes de Recuperación de Especies son instrumentos técnico-administrativos orientados a la salvaguarda de especies o formas concretas cuya existencia se encuentra amenazada. Su implantación en la doctrina conservacionista española es muy reciente y, en consecuencia, distan de tener el encaje legislativo y procedimental que ofrecen en paises con mayor tradición conservacionista, como los Estados Unidos[1].

En España no existe todavía una ley que estipule unívocamente la elaboración de Planes de Recuperación. No obstante, la Estrategia Mundial para la Conservación (UICN, PNUMA & WWF 1980), fue presentada en Madrid por el Rey Juan Carlos I en Marzo de 1980, y adoptada por la Comisión Interministerial del Medio Ambiente (CIMA) del Gobierno Español, en Junio de 1980.

La preservación de la diversidad genética es uno de los objetivos principales de la Estrategia, y esta tarea adquiere una especial relevancia — y, por ende, prioridad — cuando se trata de formas endémicas de reducida distribución geográfica y cuya pervivencia se encuentra amenazada.

Tal es el caso del Lagarto Gigante del Hierro (fig. 1), un reptil en extremo peligro de extinción y del que, hasta época relativamente reciente (v. Böhme & Bings 1975), sólo se tenía conocimiento por referencias históricas y cuentos de viejo. A raiz de darse a conocer la existencia de una pequeña población relíctica, el Lagarto Gigante del Hierro ha sido incorporado a diversas "listas rojas", bajo el nombre de *Gallotia simonyi* (Steind. 1889), taxon que, según conocemos hoy (Machado 1985 a), es sólo aplicable al Lagarto de Salmor, especie lamentablemente extinguida en el Roque de Salmor Chico, donde vivía a 800 m de la costa del Hierro. Independiente de figurar como *G. simonyi* — hasta que se le asigne un nombre científico propio — el Lagarto Gigante del Hierro figura incluído en el Decreto 3181/1980 de 30 de Diciembre, sobre protección de la fauna silvestre española; en el Apéndice II de especies estríctamente protegidas del Convenio para la Protección de la Vida Silvestre y los Habitats Naturales (Convenio de Berna); como taxon en peligro de extinción, en la Lista de Repti-

---

[1] Recovery Plans establecidos en la Endangered Species Act de 1973 (Pub. L. 93—205).

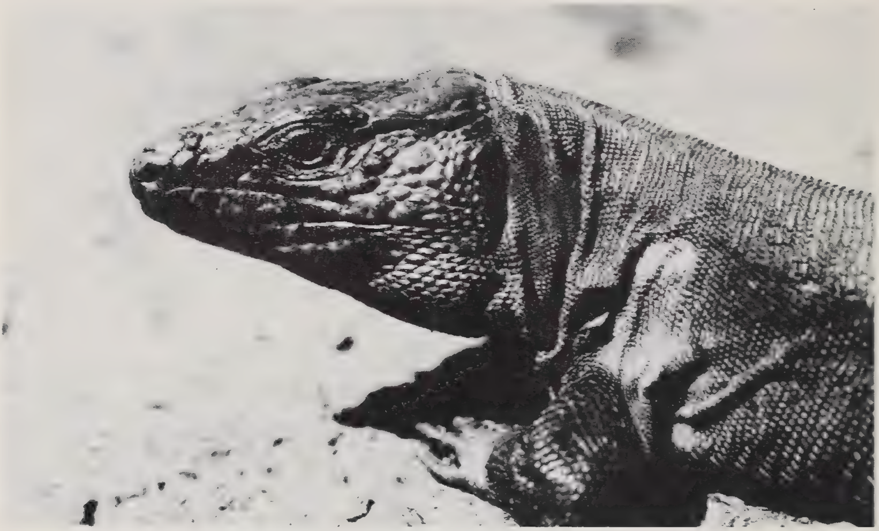


Fig. 1: Lagarto Gigante de El Hierro (*Gallotia* aff. *simonyi*), un reptil extremadamente amenazado de extinción. Su población actual (Agosto 1984) se estima en un centenar de indivíduos. Foto A. Machado.

les Amenazados del Consejo de Europa (Honneger 1978); con igual categoría en el Red Data Book de la UICN (Groombridge 1982) y, últimamente, también aparece incluído en el Registro Federal de 29 de Febrero de 1984, del Fish & Wildlife Service, de los Estados Unidos, que incorpora también especies amenazadas en el extranjero, en virtud de la Endangered Species Act de 1973.

Hasta la fecha, el organismo español responsable en esta materia, el Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), ha mantenido la prohibición de libre acceso al lugar donde habitan los lagartos, lo que es factible dada la coincidencia de quedar el habitat del lagarto englobado en el Monte de Utilidad Pública núm. 47, de Valverde (término municipal de Frontera), bajo la tutela de dicho organismo. Por otro lado, se han realizado los trámites preliminares requeridos para establecer una Reserva Integral de Interés Científico, siguiendo la recomendaciones de Alfredo Salvador y Juan Pablo Martínez-Rica, herpetólogos españoles que informaron al ICONA sobre el particular.

El Plan de Recuperación que aquí se expone en sus líneas fundamentales está aun pendiente de aprobación por la Dirección de ICONA, pero esperamos que pronto sea una pieza más de la respuesta oficial española a la situación extrema del Lagarto Gigante del Hierro (*Gallotia* aff. *simonyi*).

Sinopsis sobre la situación de la especie

El Lagarto Gigante del Hierro se extendía en tiempo históricos por otras zonas bajas de la Isla del Hierro (véase Bings 1985). Se supone (Machado 1985 b) que

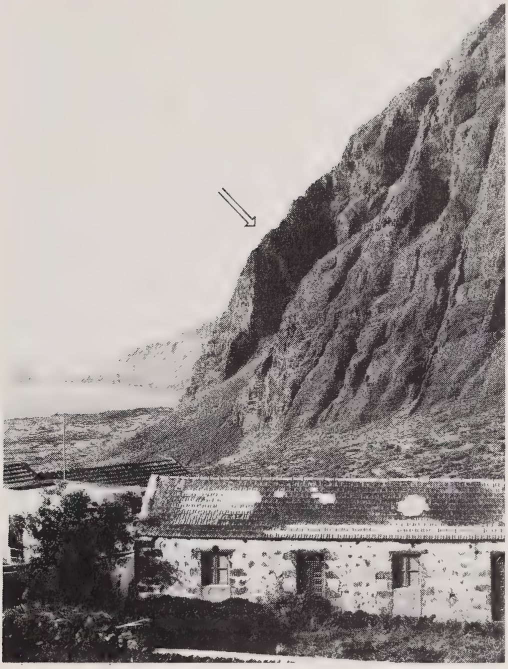


Fig. 2: Fuga de Gorreta en primer plano y Roques de Salmor al fondo (Valle de El Golfo, El Hierro), zona propuesta como Reserva Integral de Interés Científico. La flecha señala el habitat actual del lagarto. Foto A. Machado.

la introducción de depredadores alóctonos (perros y gatos) fue la causa principal de la regresión de la especie, que ha quedado reducida a la actual población de un centenar escaso de indivíduos, y sobrevive acantonada en el filo de un risco prácticamente inaccesible (fig. 2), a media ladera del imponente farallón de Tibataje (Valle del Golfo). Su habitat actual es muy reducido (appr. 2000 m^2) y reune condiciones eco-climáticas favorables para la vida reptiliana: temperatura y abundantes refugios. Tal vez sea este último factor la clave de su pervivencia.

Los principales agentes limitativos de la población pueden considerarse la depredación (los gatos cimarrones y cernícalos tienen fácil acceso a la zona) y, tal vez, la escasez de lugares adecuados para la puesta. Existe además una competencia alimentaria desfavorable con las cabras, pues los lagartos son fundamentealmente fitófagos. La competencia interespecífica con el ”lagartijo” *Gallotia galloti caesaris* (Lehrs), especie menor y abundante en el mismo habitat, es probablemente reducida ya que parece haber un cierto grado de separación de nichos tróficos.

De la limitada información obtenida en una semana de estudio (v. Machado 1985 a), se estima que la densidad actual (fenofase estival) es de un lagarto cada 15—20 m² (500 ex/has); que la única puesta tiene lugar a mediados de Septiembre, después de las primeras lluvias; que participan el 75 % de las hembras fértiles (la fertilidad les llega en el segundo año de vida); que de los 8—12 huevos posibles, parece que se pierden la mayoría (75 %), lo que concuerda con la escasez de indivíduos jóvenes observados (12.5 %), so pena que exista una alta mortandad infantil. A falta de mejor información, la impresión, que se adquiere comparando los datos de 1975 de Martínez Rica (1982) con los del autor (en Agosto de 1984), es que la población lejos de estar estabilizada, se encuentra en paulatina regresión. A esta posibilidad alarmante hay que añadir las circunstancias "limites" del entorno, incluyendo la propia fragilidad física (geológica) del biotopo. En cualquier caso, todo hace pensar que una expansión natural de la especie a partir del núcleo actual sea altamente improbable.

Objetivos y estrategia del Plan de Recuperación

Los objetivos y estrategia adoptados para abordar el plan de recuperación del Lagarto Gigante del Hierro se orientan hacia el manejo limitado de la población actual y al establecimiento de nuevas poblaciones. Sucíntamente, se estructuran del siguiente modo:

- Garantizar, en lo posible, la supervivencia de la población actual a base de (a) reducir los factores adversos que actúan sobre ella, (b) aumentar la capacidad de carga del habitat y (c) proteger el habitat.
- Mantener bajo control un stock genético de garantía (primera fase), a partir del cual su puedan crear nuevos núcleos de población en zonas favorables cercanas entre sí, tal que lleguen a fusionarse de forma natural (segunda fase), pero también en zonas más aisladas, que actuarían como centros remotos de expansión de la especie (tercera fase).
- Integrar el Plan de Recuperación del Lagarto Gigante en la vida socioeconómica del Hierro (sector turismo), como fórmula óptima para obtener el entendimiento, respeto y apoyo contínuo y efectivo por parte de los habitantes y visitantes del Hierro.

Medidas in situ

El Plan de Recuperación contempla las siguientes medidas de aplicación inmediata, que afectan directa o indirectamente al habitat y a la población actual de lagartos:

- Cerrar de todos los accesos para personas y para cabras, mediante la colocación de vallas y oportuna señalización.
- Disponer diez lugares apropiados y registrables para la puesta de huevos, dotándoseles de la suficiente profundidad y cantidad de arena, así como de cobertura y protección frente a la deshidratación.

— Controlar la presencia de gatos cimarrones mediante la ubicación de cebaderos (se usarán cabezas de pescado podrido como cebo) en lugares estratégicos alrededor del habitat del lagarto. En estos lugares se colocarán trampas aptas para felinos y además se vigilará con armas de fuego.

— Planter 25 pies de "tedera" (*Psoralea bituminosa* L.)[2] repartidos por todo el área. Para la plantación se usará planta en bolsa, de más de un año.

Medidas ex situ

El Plan prevé el establecimiento de una unidad de cría intensiva de lagartos en la propia isla del Hierro, justo al pie de la Fuga de Gorreta, sobre el cono de deyecciones ("galgar") que allí se extiende. En este lugar es donde último se observaron lagartos vivos hace una veintena de años, sin ser en lo alto del risco.

La cría de lagartos se concibe como un proceso con dos fases consecutivas, pero diferenciadas. Al principio, los jóvenes lagartos se han de mantener en un ambiente óptimo en terrarios bajo control estricto de cultivo (alimentación asistida, vitaminas, temperatura óptima, vigilancia de enfermedades, etc). A medida que crezcan, se irán pasando a terrarios seminaturales cada vez mayores (25 m^2, 40 m^2, 70 m^2, 90 m^2 y 150 m^2), organizados a semejanza de su entorno natural, pero protegidos con tela metálica de los depredadores, mayores fitófagos (conejo, cabra) y las ratas. Un sistema de aspersión de agua permitirá aumentar a voluntad la "pluviometría" a valores máximos, de manera artificial. En esta segunda fase se pretende habituar a los lagartos a un medio lo más parecido posible al que se encontrarán en el momento de su liberación.

El esquema de funcionamiento de la unidad de cría es el siguiente: En Julio Agosto se bajan de Gorreta tres hembras grávidas y un macho, y se colocarán bajo condiciones óptimas para la puesta (terrarios individuales con opciones de sustrato para la puesta, aporte vitamínico, minerales, etc.). Una vez realizada la puesta, (Septiembre) dos de las hembras se devolverán marcadas a su habitat natural, y al año siguiente se bajarán otras dos, repitiéndose la operación anualmente con el objeto de aumentar la diversidad genética. La hembra y el macho iniciales restantes se retienen en un herpetario individual amplio como pareja reproductora y con el objeto de poder ser mostrados al público[3].

Se establece a efectos teóricos de cálculo, que de las tres hembras se van a obtener 20 jóvenes viables (Noviembre—Diciembre); que la relación de sexos es de 1 : 1, y que a la fertilidad llega a todas las hembras en el segundo año de vida. Para simplificar el ejercicio, no se aplica tasa de mortandad, sino que se subsume su valor en la viabilidad de los jóvenes elegida (su valor máximo podría rondar los 34).

---

[2] Esta leguminosa aparece en el 89 % de los excrementos de lagarto y, en su conjunto, constituye el 54 % de todo el contenido (Machado, o.c.)

[3] Existe demanda popular y política al respecto (véase "Jornada" de 21 de Mayo 1984, "Diario de Avisos" de 5 de Junio de 1984, etc).

En la tabla adjunta se refleja el resultado de los cálculos orientativos hechos para diez años de funcionamiento de la unidad de cría. Las cifras muestran el total de indivíduos existentes a fin de año (la mitad corresponde a un sexo determinado). En la primera línea (A) se lee el valor potencial teórico de la cría contínua sin eliminar ningún ejemplar; en B figuran los ejemplares adultos que se pueden retirar y en C, las cifras finales ajustadas a esta operativa de extracción.

Año	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°	9°	10°
A. Cultivo Potencial	22	42	124	280	708	1650	4056	9636	23422	
B. Ejemplares extraídos	—	—	—	—	50	100	300	500	300	144
C. Cultivo operativo	22	42	124	280	510	822	822	394	144	—

Es obvio, que este sistema de cría habrá que irlo ajustando a medida que se desarolla y según determine la experiencia. Su finalidad y éxito estriba en la medida en que se puedan ir extrayendo grupos de repoblación de 50 indivíduos fértiles (25 ♂ y 25 ♀). Según este esquema orientativo se contaría con 28 grupos en total y se podría comenzar con la primera liberación de lagartos en el quinto año (1989?) de funcionamiento. Estas cifras pecan probablemente de optimismo, pero incluso reduciéndolas a la mitad, se piensa que es factible extender el lagarto por gran parte de la base del Risco de Tibataje, que para ese entonces ya contará con la debida protección legal y vigilancia. En la tercera y última fase del programa de cría — a partir del octavo año — se pretenden crear al menos cuatro núcleos más (formados por tres sueltas en disposición triangular) en otras localidades favorables ya seleccionadas, pero que de momento no se quieren hacer públicas.

Estudios complementarios

El seguimiento de la población de Gorreta, el de los nuevos núcleos de repoblación y la propia cría en cautividad, conllevan un denso y variado programa de estudios científicos. En lo que se refiere a la población de Gorreta, estos estudios están orientados básicamente a:

- Evaluar las medidas adoptadas (variación de la producción primaria, control de depredadores, etc).
- Seguir la dinámica y fenología reproductora de la población (censos, natalidad, territorialismo, etc).
- Estudiar la variación de la dieta en función de la fenología del medio.
- Registrar los parámetros ambientales (temperatura, insolación, pluviometría, etc).

La cría en cautividad se establece como una importante fuente experimental y de información, que requerirá un diseño de investigación específico y pormenorizado. En consecuencia y para concentrar esfuerzos, el Plan contempla el la instalación y funcionamiento de un laboratorio de investigación asociado a la unidad de cría (la proximidad al habitat natural del lagarto permite la colocación de cables para transmitir los datos de los registros ambientales).

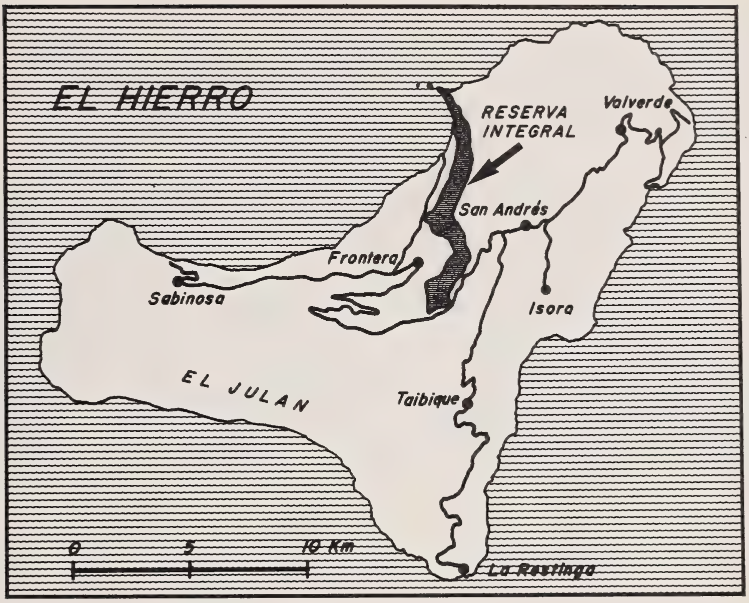


Fig. 3: Mapa de la isla de El Hierro señalando el área propuesta como Reserva Integral de Salmor y Gorreta.

La Reserva Integral de Salmor y Gorreta

En la figura 3 se muestra el área demarcada como futura Reserva Integral de Salmor y Gorreta cuyo expediente se tramita según las disposiciones de la ley 5/1975 sobre espacios naturales protegidos. La aprobación definitiva de la Reserva corresponde al Parlamento Español.

La Reserva propuesta comprende 828.26 hectáreas; abarca desde los Roques de Salmor al Norte (el Roque Chico fue el antíguo habitat del Lagarto de Salmor), hasta la Hoya de Fileba al Sur, y engloba todo el Risco de Tibataje. La Fuga de Gorreta — donde habitan los lagartos — queda incluída y también el pago de Guinea, en la base, donde se ubicará la unidad de cría y el laboratorio.

Además de su interés herpetológico, esta Reserva incorpora una de las mejores manifestaciones de la laurisilva (Pruno Lauretea Oberd.) en la isla del Hierro, con sus numerosos endemismos insulares.

El Centro de Guinea

El éxito en los programas de conservación de especies biológicas se considera dependiente del equilibrio que se logre establecer entre los tres elementos básicos: la especie, la Ciencia y el pueblo, que se relacionan como los vértices de un triángulo equilátero. Por ello, el Plan de Recuperación del Lagarto Gigante del Hierro da énfasis a los aspectos ligados a los intereses socioeconómicos de la isla del Hierro.

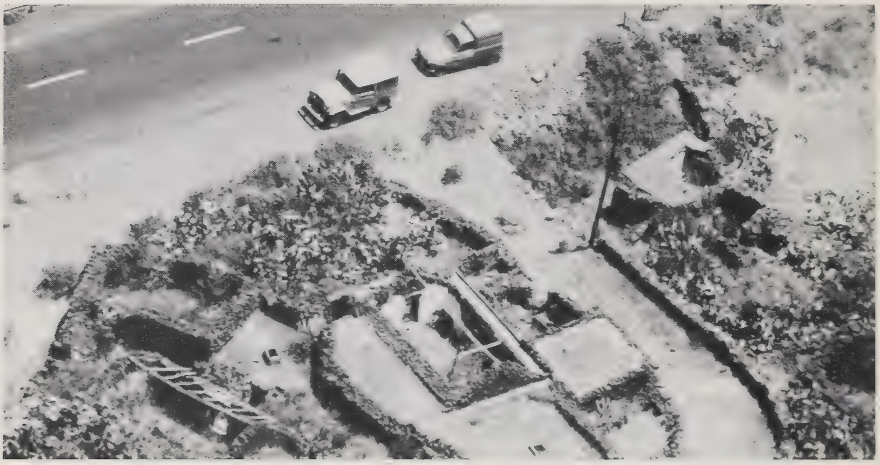


Fig. 4: Antiguo poblado de Guinea, al pie de la Fuga de Gorreta, zona destinada al complejo histórico-arqueológico. Foto A. Machado.

Con esta finalidad se concibe integrar la unidad de cría y el laboratorio[4] en un complejo múltiple que está en proyecto de desarrollarse al amparo de la creación de la Reserva Integral de Salmor y Gorreta. La unidad de cría se dotará de una sección abierta a las visitas, donde se podrán mostrar algunos lagartos y recibir información sobre el propio Plan de Recuperación y sobre la interesante fauna de reptiles de Canarias. Asimismo, se prevé la instalación de una unidad de interpretación sobre la historia natural de la isla del Hierro.

El complejo de Guinea se adaptará a la recepción de visitantes (aparcamientos, servicios higiénicos, vigilancia, etc) manteniendo el estilo arquitectónico tradicional del lugar; casas de piedra seca, huertos amurados, aljibes, etc (fig. 4). Debajo de la superficie se extiende un sistema de tubos volcánicos compartimentados o "juaclos", que fueron utilizados como refugio de ganado, pero que tienen un alto interés cultural. En ellos se han encontrado numerosos restos arqueológicos de los antiguos aborígenes de la Isla, los bimbaches.

Según M. C. Jiménez (com. pers.) el poblado de Guinea, podría tratarse de un lugar donde los pobladores aborígenes de los "juaclos" (habitat de cueva) evolucionaron hacia un habitat de superficie (casas de piedra) motivados quizás, por el establecimiento de los primeros colonos europeos a principios del siglo XV. Estos aspectos arqueológicos y etnográficos se mostrarían in situ y serían tratados en una unidad de interpretación específica.

Por último, se está estudiando la posibilidad de habilitar algunas de las casas de piedra como talleres sencillos, para que los artesanos del Hierro puedan mostrar y vender su arte. El complejo de Guinea resultaría así, en su conjunto, un atractivo importante para cualquier visitante a la Isla, máxime cuando que se halla ubicado en el Valle del Golfo, que constituye una de las panorámica más llamativas del Hierro.

---

[4] El diseño de esta unidad se ha ajustado al estilo tradicional del poblado de Guinea (piedra seca, etc) contándose con la amable y valiosa colaboración del arquitecto Dipl. Ing. Werner Bings (Bonn), experto en la cría de reptiles, y quien ha estado muy interesado en esta especie. Detalles sobre el particular se encuentran en Bings (1985).

Agradecimientos. El autor quiere expresar su agradecimiento al Dr. W. Böhme quien dirigió el Simposio sobre Herpetología Canaria celebrado en Bonn (Noviembre 1984), por permitirle discutir en una mesa redonda las directrices de este Plan de Recuperación. El agradecimiento es extensivo a todos los colegas asistentes y, en particular, a W. Bings (Bonn), W. Bischoff (Bonn), L. F. López-Jurado (Las Palmas), M. Molina (La Laguna), H. K. Nettmann (Bremen), S. Rykena (Bremen) por las valiosas críticas e ideas recibidas.

Zusammenfassung

Die Rieseneidechse von Hierro (*Gallotia* aff. *simonyi*) ist vom Aussterben bedroht, an einer Stelle existiert jedoch noch eine Population von ungefähr 100 Tieren in einer felsigen Steilwand. Die nationale spanische Naturschutzbehörde ICONA hat einen Plan zum Schutz dieser Tiere sowie zu einer gezielten Vermehrung der Art ausgearbeitet, der folgende Maßnahmen umfassen soll:

Der Lebensraum der verbliebenen Population wird weiterhin ungestört belassen, folgende Schritte sollen jedoch zum Schutz der darin lebenden Eidechsen unternommen werden: (a) Einzäunung dieses Gebietes, um Menschen und Ziegen am Zugang zu hindern, (b) Anlage von für die Eiablage der Eidechsen geeigneten Stellen, (c) gezielte Bestandsdezimierung der in dem Gebiet lebenden verwilderten Hauskatzen, (d) Anpflanzung einiger *Psoralea bituminosa* L., eine der wichtigsten Nahrungspflanzen der Eidechsen.

Ein Zuchtprogramm mit in Menschenobhut gehaltenen Eidechsen erscheint dringend notwendig. Als Ort hierfür ist eine eigens für diesen Zweck einzurichtende Station in Guinea vorgesehen, wo in der Nähe des natürlichen Vorkommens den Tieren auch ihrem Habitat ähnliche Lebensbedingungen geboten werden können. Trächtige ♀ sollen aus dem Freiland entnommen, zur Eiablage in die Zuchtstation gebracht und danach wieder in ihrem Lebensraum ausgesetzt werden. Die Haltung der Eidechsen in der Station wird unter weitgehend natürlichen Bedingungen erfolgen; einschlägige wissenschaftliche Untersuchungen sollen an den Tieren in der Station und im Freiland durchgeführt werden. Das Ziel des gesamten Projektes ist es, in der Station aufgezogene Rieseneidechsen an verschiedenen Stellen der Insel anzusiedeln und so mehrere lebensfähige Populationen der Art aufzubauen.

Das Vorhaben des Schutz- und Zuchtprogramms für die Eidechsen steht im Zusammenhang eines größeren Projektes, das neben den Naturschutzbemühungen durch ICONA auch die Errichtung eines Besucher-Informationszentrums in Guinea vorsieht, in dem Touristen archäologisches Fundgut sowie ethnographisches Material aus dem Gebiet vorgestellt werden soll. Das Überleben von *Gallotia* aff. *simonyi* erscheint auf Dauer nur gesichert, wenn ein sinnvoller Ausgleich zwischen dem Bestreben der Bevölkerung von Hierro nach Ausbau des Tourismus und den hier skizzierten Bemühungen zum Schutz und zur Erhaltungszucht der Art erreicht werden kann.

Abstract

The Hierro Giant Lizard (*Gallotia* aff. *simonyi*) is highly threatened with extinction. A population of one hundred specimens still exists refuged on a rocky ridge of a cliff face. ICONA (Spain's National Institute for Nature Conservation) has prepared a Species Recovery Plan. The principal aspects are:

Habitat is maintained untouched but some measures are to be taken: (a) strategic fencing to prevent the access of introduced large herbivores (goats), and minimize disturbance by people, (b) preparing of suitable sites for egg laying, (c) selective reduction

of introduced predators (cats), and (d) planting of some individuals of *Psoralea bituminosa* L., one of the principal vegetable food resources.

An ex situ captive breeding program is considered necessary and urgent. The site selected, Guinea, is in the vicinity of their zone, where a homologous habitat is found. Pregnant females will be taken from the wild and later returned to it after egg laying. The captive breeding program attempts to maintain the specimens under the most natural conditions but prevents access of introduced competitors and predators. This program involves some parallel research activity both in the field and on the captive populations. The final objective of the program is to re-establish lizard populations by release of several groups of captive-bred stock.

This conservation program is to be joined with a broader project to be developed at Guinea. It involves the creation of a Visitors' Center associated with the Wildlife Reserve that has been proposed by ICONA. An archeology and ethnography section, based on the important cultural resources of Guinea, would be included, providing greater attraction to the complex. Sound tourism development is a goal of Hierro's people. Exit in species conservation is considered as depending on the balance between Species, Science and People.

Bibliografía

Bings, W. (1985): Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung. — Bonn. zool. Beitr. 36: 417—427.

Böhme, W. & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11 (1): 39—46, Abb. 1—2.

Bateman, J. (1982): Animal traps and trapping. — London, David & Charles, 286 pp. (2 ed.).

Giles, R. H. jr (1971): Population manipulation. — pp. 521—526 in Giles, R. H. (ed.): Wildlife Management Techniques. The Wildlife Society, 3rd ed., Washington DC.

Groombrige, B. (1982) [comp.]: The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book. Part 1. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — Gland: IUCN, WWF & UNEP.

Honegger, R. E. (1975): Breeding and maintaining reptiles in captivity. — pp. 1—12 in Martin R. D. (ed.): Breeding endangered species in captivity. — London, New York, San Francisco: Academic Press, 420 pp.

— (1975—79): Red Data Book 3, Amphibians and Reptiles. — Gland, IUCN.

— (1978): Amphibiens et reptiles menacés en Europe. — Strasbourg: Conseil de l'Europe, Coll. Sauvegarde de la Nature 15, 127 pp.

Machado, A. (1985a): New data concerning the Hierro Giant Lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands). — Bonn. zool. Beitr. 36: 429—470.

— (1985b): Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36:

Martinez Rica, J. P. (1982): Primeros datos sobre la población de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* Steind.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia 2 (4): 369—380.

Mayol, J. & J. A. Alcover (1984): La conservació de *Alytes muletensis.*— n. 19, pp. 245—252 in H. Hemmer & J. A. Alcover (ed): Història biòlogica del Ferreret. Edit. Moll, Mallorca.

Ley 15/1975 de la Jefatura del Estado sobre Espacios Naturales Protegidos. — B.O.E. de 5 de Mayo de 1975.

UICN, PNUMA & WWF (1980): Estrategia mundial para la Conservación. La conservación de los recursos vivos para el logro de un desarrollo sostenido. — Gland: UICN, 1196.

Antonio Machado, Instituto Nacional para la Conservación de Naturaleza, Aptdo 619, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 481—487	Bonn, Oktober 1985

Body size, island size and variablility in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*

by

R.S. Thorpe

Introduction

The positive relationship between island size and body size in *Gallotia galloti* (Fig, 1a) is well known (Boettger & Müller 1914, Baez 1982) but only holds true for the main islands. The relationship does not extend to the lizards on the small islets of Tenerife or Hierro as they are not proportionally smaller. In fact a recent investigation of the lizards of the Tenerife islets (i.e. Garachico, Rogue de Dentro de Anaga and Rogue de Fuera de Anaga) by Martín (1985) indicates that males from the first and last of these small islets reach a greater size than on the main island of Tenerife.

Moreover, the relationship is not to be found in the other congeners. *G. atlantica* lives on islands that vary greatly in size but there is no relationship to body size (Fig. 1b). Similarly, there is no obvious positive relationship between island size and body size in *G. simonyi* insofar as lizards of extinct islet population of the Salmor rocks were not proportionally smaller than those from the extant population of Hierro (Klemmer 1976; Salvador 1971; Böhme & Bings 1977; Baez & Bravo 1983).

Consequently, there is not a consistent relationship between body size and island size within or between species of *Gallotia*.

Another phenomena that is often quoted (but less frequently observed) is the positive relationship between island size and within-population variation (Soule 1972). However, *Gallotia atlantica* and *G. galloti*, like *Phelsuma* (Gardner 1984) and *Podarcis* (Clover 1979), show no link between morphological variation (see below) and island size (Fig. 2) within the species.

Variability and body size

Using the local population samples described in Thorpe et al. (1985) the maximum snout-vent length (SVL) war recorded for each sex in each population. These estimates of maximum SVL have a rank correspondence to the estimates of other authors except for the small female La Palma sample. Consequently, for this population Baez's (1982) estimate of 98 mm SVL was used.

The within-population variation was estimated using a multivariate statistic, i.e. the mean D^2 between each individual in the population and the population centroid. The results were supported by the coefficient of variation averaged across the character set. The character sets used were 25 quantitative scalation characters and 24 adjusted body proportions (Thorpe et al. 1985).

One can see from Fig. 3 that, when all available *Gallotia* populations are considered there is an extremely close positive linear relationship between variation in scalation and maximum body size (r = 0.94). The extent of the correlation (r) as well as the intercept (a) and gradient (b) of the regression line are all remarkably constant between the sexes even though males and females differ in max SVL. Consequently, for nine out of eleven islands the males have greater max SVL and greater variation than the females. This cannot be explained away as a statistical artefact of males having greater numbers of scales than females because in half of the scalation characters used the grand mean scale number was greater in females than males.

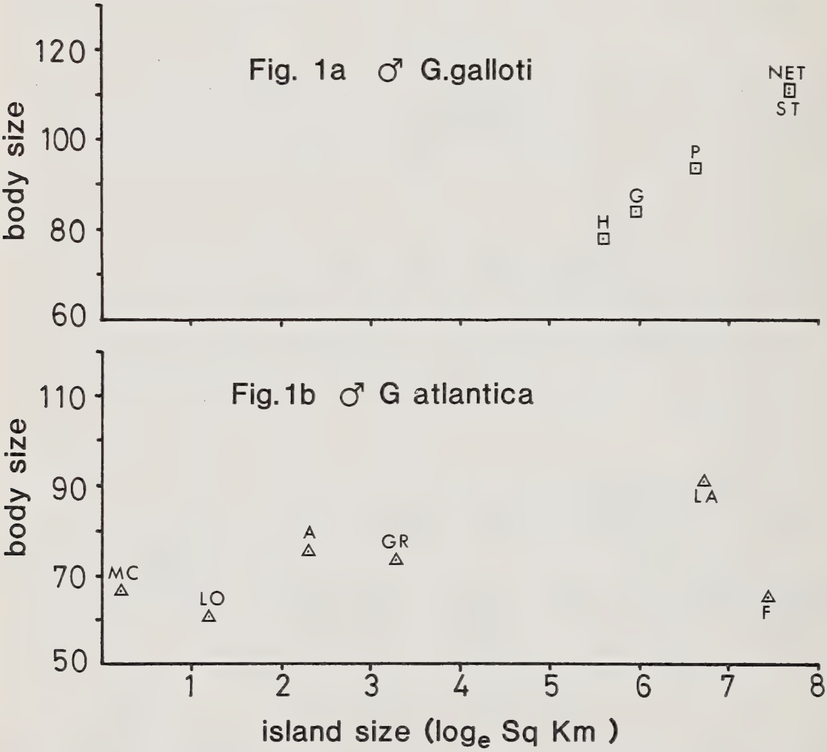


Fig. 1. Body size and island size. Vertical axis is body size (max SVL of males in mm) and horizontal axis is island size ($\log_e$ sq km). Fig. 1a, populations of *G. galloti* (squares), H = Hierro, G = Gomera, P = La Palma, ST = south Tenerife, NET = northeast Tenerife. See text on the small islets of Tenerife and Hierro. Fig. 1b, populations of *G. atlantica* (triangles), MC = Montana Clara, LO = Lobos, A = Alegranza, GR = Graciosa, LA = Lanzarote, F = Fuerteventura.

The same relationship can be seen when adjusted body proportions are considered (Fig. 4). There is an extremely close positive, linear relationship between within-population variability in adjusted body proportions (r = 0.96 ♂, 0.94 ♀) and max. SVL. Once again the extent of the correlation, and the intercept and gradient of the slope are extremely consistent between sexes even though the max SVL of females can be considerably less than that of males.

These correlations are obviously across inter- and intra-specific populations. The range of variation and max SVL within species is very much more limited than across species. Nevertheless there is a positive pooled within-species correlation (pooled within the species *galloti* and *atlantica*; across populations and sexes) for both body proportions (r = 0.52, 99 % confidence) and scalation (r = 0.45, 94 % confidence).

There are various explanatory hypotheses that one can consider but they must not only take into account differences between populations they must also take into account the sexual differences in this size-correlated variability. At this stage it is pertinent to discuss sex determination in *Gallotia*. One could assume that in *Gallotia* sex is determined by the temperature at a critical stage of embryonic

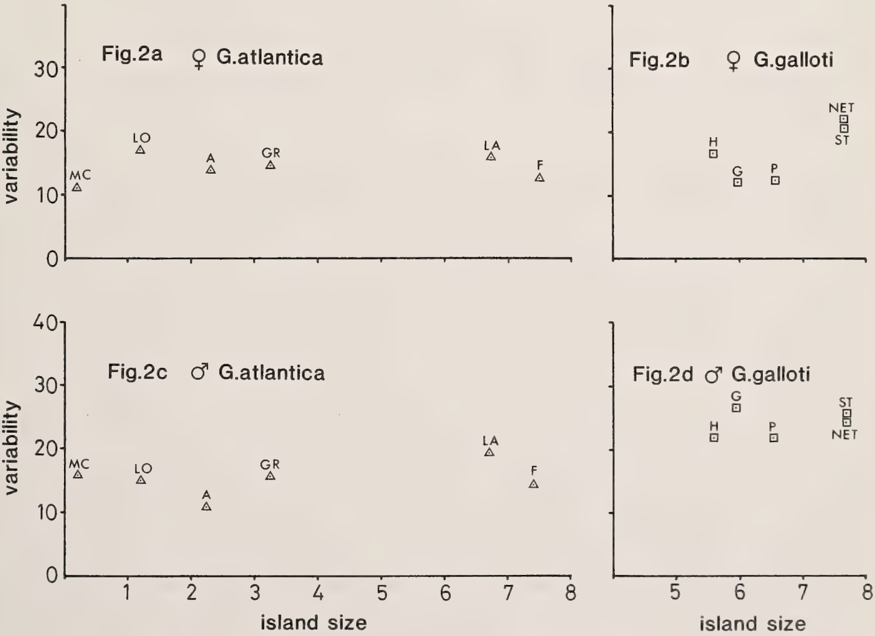


Fig. 2. Variability and island size. Vertical axis in within-population variability measured in units of D^2 (see text) and horizontal axis is island size measured as $\log_e$ sq km. Symbols as for Fig. 1. Fig. 2a female *G. atlantica* populations, Fig. 2b female *G. galloti* populations, Fig. 2c male *G. atlantica* populations, and Fig. 2d male *G. galloti* populations.

development because karyotypic studies (Cano et al. 1984) reveal no differences in gross chromosome morphology between the sexes. Under this assumption sexual dimorphism in the mean and variance of a character is not determined by a series of genes on a section of chromosome peculiar to only one of the sexes but is presumably due to genes being switched 'on' or 'off' by the internal biochemical environment once the sex is determined. Hypotheses 1 to 3 below are considered in light of this assumption. However, recent karyotypic studies of *G. galloti* by Olmo (pers. comm.) show that a ZZ (♂), ZW (♀) system operates with the appropriate part of the W chromosomes beeing largely heterochromatic.

Hypothesis 1. Intensity of selection influences both max. SVL and variability. That is, in barren hostile environments, with little primary production only a small max. SVL can be supported and the intensity of stabilising selec-

Fig.3a ♀ scalation

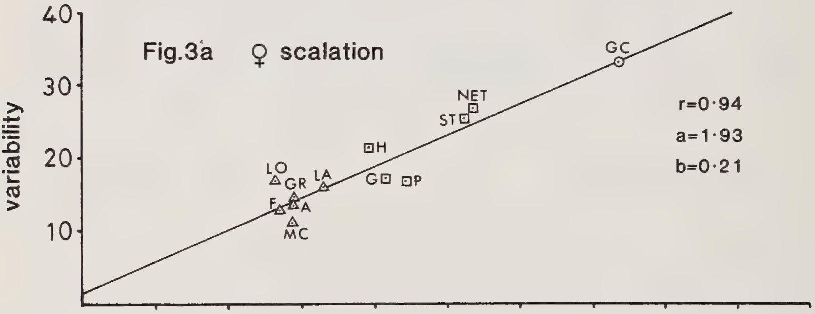


Fig.3b ♂ scalation

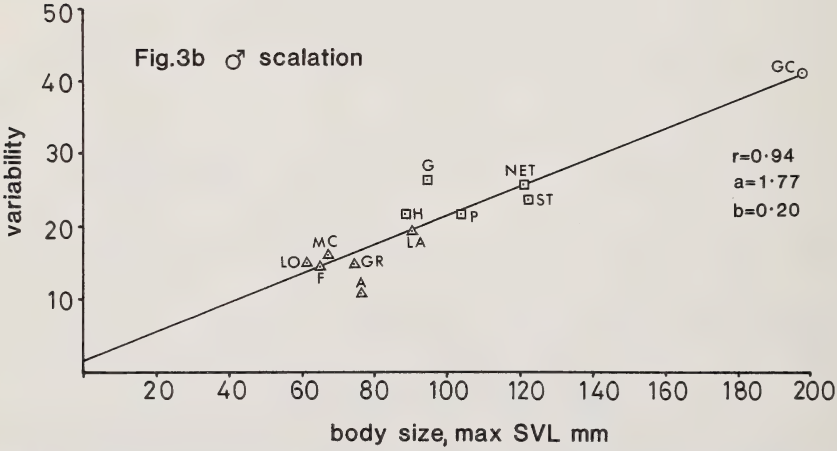


Fig. 3. Variability in scalation and body size. Vertical axis is the within-population variability measured in units of D^2 (see text) and the horizontal axis is the max SVL in mm. Linear regression line indicated with r = correlation, a = intercept and b = gradient. Symbols as for Fig 1 except *stehlini* from Gran Canaria = GC (circle). Fig 3a females, Fig. 3b males.

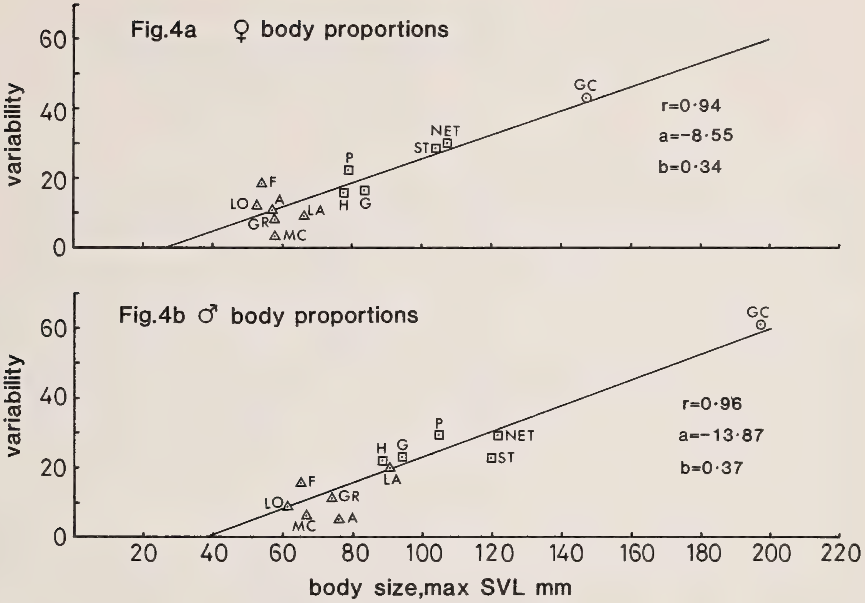


Fig. 4. Variability in adjusted body proportions and body size. Axis and symbols as for Fig. 3. Fig. 4a females, Fig. 4b males.

tion also reduces the amount of phenetic and genetic variation. In productive environments a large SVL can be supported and a large amount of genetic and phenetic variation allowed by less intense stabilising solution. This hypothesis cannot be accepted because it does not explain why males are more variable than females. Males are larger than females because of the direction of selection (i.e. selected to be large for agonistic purposes as are many animals) not because of any deducable sexual difference in the intensity of stabilising selection.

Hypothesis 2. Both the extent of variability and the max. SVL could coincidently vary between species a parallel, but independent, phylogenetic changes during speciation. For example, if in the genetic and developmental reorganisation during the speciation event that produced *atlantica* (say from a larger, more variable ancestral species) there would, under this hypothesis, have been parallel but independent changes in max. SVL and the extent of developmental homeostatis such that a smaller less phenotypically variable species was formed. This could explain the clear interspecific differences in max. SVL and variability but does not explain the sexual difference in size correlated variability or the tendency for their intra-specific correlation, particularly with adjusted body proportions.

Hypothesis 3. There is a link between growth/growth rate and extent of developmental homeostasis. Under this hypothesis the larger specimen would be required to grow more and perhaps have a higher growth rate which in turn would be correlated to a reduction the extent of the developmental homeostasis (the canalized translation of genotype to phenotype) and consequently greater phenotypic variability. This hypothesis explains the size-variability correlation between species, the tendency for the correlation within-species and perhaps also the sexual difference is variability.

The period of growth which influences body proportions appears to be different to that which influences scalation. Body proportions are developed and influenced by post-hatching growth. Females attain a smaller size and would have less growth and perhaps a lower post-hatching growth rate. This fits the hypothesis. However, scalation on lizards is thought to be fixed on hatching (e.g. Bauwens & Thoen 1982) and consequently could only be influenced by prehatching growth within the egg. Since 'male' and 'female' eggs are presumably the same size there is no reason to believe that male embryos grow more or faster than female embryos. Consequently, a direct link between variability in scalation and growth rate in the embryo appears unlikely. Nevertheless, after the males hatch they will acquire a greater size and the potential for this may exist from the time of sex determination of the embryo. Consequently, the biochemical or genetic environment within the embryo, after sex determination but before the determination of scalation, may be such that the factors that subsequently result in lesser or greater growth also result in lesser or greater developmental homeostasis and consequently phenotypic variability. For this to be feasible sex determination in the embryo must occur before the scalation is fixed which must be the case with chromosomal sex determination but need not be the case with temperature determination.

Acknowledgements. I would like to thank Kenneth Watt for his technical support in data recording and Antonio Machado and Marcos Baez for their invaluable help. This research was funded by two grants from The Royal Society and the Consejo Superior de Investigaciones to visit the Jardin Botanico 'Viera y Clavijo', Gran Canaria in 1983 and the Department of Zoology, University of La Laguna in 1984. I would like to thank Dr. Bramwell (Jardin Botanico) and Dr. Ibañez (La Laguna) for invitations to visit their institutions and for their help. I would also like to thank the staff of ICONA in the Canary Islands and Madrid for processing the necessary permits and E. Olmo (Napoli) for information on chromosomes.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Körpergröße (maximale Kopf-Rumpflänge) und Inselgröße bei *Gallotia galloti* trifft nicht auf andere Arten der Gattung zu, auch berücksichtigt sie nicht die kleinen Inselchen, die von *G. galloti* bewohnt werden. Auch die bei anderen Eidechsen beobachtete positive Korrelation zwischen Inselgröße und populationsinterner Variabilität existiert nicht bei *Gallotia*. Dagegen besteht eine sehr enge Beziehung ($r \geqq 0.94$) zwischen Körpergröße und Variabilität bei allen Populationen von *Gallotia*, die für beide Geschlechter und verschiedene Merkmalstypen bemerkenswert durchgängig ist. Die Variabilität des Phänotyps wird durch ontogenetische Homoeostase-Mechanismen in der Weise beeinflußt, daß eine starke Tendenz zur Homoeostasis nur eine geringe Variation in der phänotypischen Ausprägung der Gene erlaubt. Umgekehrt

gilt infolgedessen, daß die hohe potentielle Wachstumsrate großer Eidechsen einer weniger strengen Kontrolle unterliegt. Hierdurch dürfte zu erklären sein, warum großwüchsige Eidechsenarten eine stärkere phänotypische Variabilität zeigen.

Resumen

La relación entre el tamaño del cuerpo (longitud máxima hocico-cloaca) y el tamaño de la isla en *G. galloti* no se extiende a otras especies congenéricas ni toma en consideración las islas menores que habita *G. galloti*. Tampoco existe a través de las poblaciones de *Gallotia* la correlación positiva entre el tamaño de la isla y la variabilidad dentro de la población que se observa en otros lagartos. Sin embargo, entre el tamaño del cuerpo y la variabilidad a través de todas las poblaciones de *Gallotia* hay una relación muy estrecha ($r \geqq 0.94$) que es extraordinariamente constante entre los sexos y los tipos según sus caracteres. Se sugiere que existe una conexión tal entre el grado de homeostasis de desarrollo y el ritmo de crecimiento que los lagartos de un gran tamaño último de cuerpo tienen und ritmo de crecimiento potencialmente rápido que necesita una homeostasis de desarrollo menos severa y que a su vez permite una más extensa expresión fenotípica de los genes y en consecuencia una mayor variación dentro de la población.

Literature

Baez, M. (1982): Consideraciones sobre las caracteristicas zoogeograficas de la fauna de Canarias. — Instituto de Estudios Canarios 50 Aniversario. Aula de Cultura de Excmo. Cabildo Insular de Tenerife, pp. 23—70.

Baez, M. & T. Bravo (1983): Sobre la presencia de *Gallotia simonyi* (Reptilia, Lacertidae) en el Roque de Fuera (Tenerife) — Vieraea 12 (1—2): 339—348.

Boettger, C. R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. (8)14: 67—78.

Böhme, W. & W. Bings (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi* — Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13: 105—111.

Cano, J. M. Baez, L. F. Lopez-Jurado & C. Ortega (1984): Karyotype and chromosome structure in the lizard *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpetol. 18(3): 344—346.

Clover, R. (1979): Phenetic relationship among populations of Podarcis sicula and *P. melisellensis* (Sauria: Lacertidae) from islands in the Adriatic sea. — Syst. Zool. 28: 284—298.

Gardner, A. S. (1984): The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. — Univ. Aberdeen, Ph. D. Thesis.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433—456. Den Haag.

Martín, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 517—528.

Salvador, A. (1971): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi* — Bol. Real Soc. Espanola de Hist. Nat. (Biol.) 69: 317—320.

Soule, M. (1972): Phenetics of natural populations. III Variation in insular populations of a lizard. — Amer. Nat. 106: 429—446.

Thorpe, R. S., K. Watt & M. Baez (1985): Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 577—584.

R. S. Thorpe, Department of Zoology, University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB9 2TN, Scotland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 489—506	Bonn, Oktober 1985

Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882) (Lacertidae)

von

Wolfgang Bischoff

Einleitung

Gallotia atlantica wurde im Jahre 1882 von Peters & Doria nach mehreren Exemplaren, welche bei Arrecife, der Hauptstadt Lanzarotes, gesammelt worden waren, und nach einem Tier von Sta. Cruz de Tenerife als *Lacerta atlantica* beschrieben. Wir wissen heute, daß diese Art auf der Insel Teneriffa nicht vorkommt. Bei dem betreffenden Tier muß deshalb der Fundort verwechselt worden sein, oder es gelangte ein jüngeres Exemplar der dort lebenden *G. galloti* mit in die Syntypenserie. Derartige Verwechslungen waren im 19. Jahrhundert auch bei kanarischen Echsen nicht so ungewöhnlich (vgl. Bischoff 1982b: 369). Diese Frage läßt sich allerdings nicht mehr klären, denn von der Serie ist nur ein Exemplar von Lanzarote erhalten geblieben (Capocaccia 1961: 94). An der Eigenständigkeit dieser Art bestand seither kein Zweifel. Als erster charakterisiert sie Bedriaga (1886: 298) ausführlich, nachfolgend dann auch Boulenger (1887: 42 u. 1920: 112) und schließlich Steindachner (1891: 294). Bedriaga (l. c.: 303) übernimmt von Peters & Doria (1882: 433) die Verbreitungsangabe Teneriffa und Lanzarote, während ihr Boulenger (1887: 42) eine Verbreitung auf den Kanarischen Inseln und Madeira zuschreibt. Schließlich weist Steindachner (l. c.: 296) nach, daß *G. atlantica* in ihrer Verbreitung auf die östlichen Inseln des kanarischen Archipels, Lanzarote und Fuerteventura, sowie die sie umgebenden kleineren Eilande Graciosa, Alegranza, Montaña Clara, Roque del Este und Lobos beschränkt ist. Ausdrücklich bemerkt er, daß sie nicht auf dem bei Montaña Clara gelegenen Roque del Infierno (= R. del Oeste) lebt. Klemmer (1976: 441) führt in seinen Verbreitungsangaben auch diesen Felsen auf. In jüngster Zeit wurde die Art auch bei Arinaga auf Gran Canaria nachgewiesen (Barquín & Martín 1982), wohin sie jedoch zufällig durch den Menschen verschleppt wurde (López-Jurado, mdl. Mitt.).

Arnold (1973: 349) gab den kanarischen Lacertiden den Rang einer eigenen Gattung *Gallotia*, um dadurch ihren gemeinsamen Sonderstatus gegenüber den restlichen Arten der Gattung *Lacerta* zu dokumentieren. Diese Auffassung wird inzwischen weitgehend geteilt. Ihre morphologischen Merkmale grenzen *G. atlan-*

tica eindeutig von den übrigen Arten der Gattung ab. So weist Peters (1961: 280) darauf hin, daß es sich um die am stärksten gesonderte Art innerhalb dieser Gruppe handelt. Das entspricht auch den Verhältnissen der beiden anderen Echsenarten der Ostinseln, *Tarentola angustimentalis* und *Chalcides polylepis occidentalis*, die weit weniger mit den jeweiligen Gattungsvertretern der Westinseln verwandt sind als jene untereinander (vgl. Joger 1984: 196 u. Pasteur 1981: 7).

Ziel dieser Arbeit ist, die innerartliche Variabilität der äußeren Merkmale von *G. atlantica* zu analysieren, diese in Beziehung zur möglichen Isolationsdauer der einzelnen Inselpopulationen zu setzen und davon ausgehend zu begründen, weshalb diese bisher als monotypisch angesehene Art kürzlich in zwei Unterarten aufgeteilt wurde (Bischoff 1985).

Material und Methode

Ein großer Teil des von mir untersuchten Eidechsen-Materials wurde während zweier Exkursionen auf die kanarischen Ostinseln zusammengetragen. Die erste führte ich vom 15. bis 27. Mai 1981 zusammen mit meinem Kollegen Dr. Rainer Hutterer und zeitweise Frl. Susanne Lenné durch, und auf der zweiten, vom 18. Juli bis 1. August 1982, begleiteten mich meine Frau Ursula und unsere Tochter Kristina. Insgesamt hielt ich mich knapp 3 Wochen auf Fuerteventura, knapp 1 Woche auf Lanzarote und jeweils 1 Tag auf den kleinen Eilanden Graciosa und Lobos auf. Während dieser Exkursionen hatte ich das Ziel, eine repräsentative herpetologische Ausbeute für die herpetologische Abteilung des ZFMK zusammenzutragen und, soweit es die Zeit zuließ, Feldbeobachtungen an den Echsen dieser Inseln anzustellen.

Für meine Untersuchungen standen mir insgesamt 287 Exemplare von allen Inseln und Inselchen, die *G. atlantica* besiedelt, zur Verfügung (ausgenommen die Population auf Gran Canaria) (Abb. 1). Bei den kleineren Eilanden begnügte ich mich mit der Insel als Fundangabe, während ich bei den beiden Hauptinseln Wert auf genaue Fundorte legte, um die Variabilität zwischen deren einzelnen Eidechsenpopulationen überprüfen zu können. Exemplare mit den pauschalen Fundangaben Fuerteventura bzw. Lanzarote wurden nur zu allgemeinen Vergleichen herangezogen. Das erklärt die Differenz zwischen der Gesamtmaterialzahl und der Anzahl der für die einzelnen Inseln aufgeschlüsselten Exemplare.

Das untersuchte Material wird in folgenden Sammlungen aufbewahrt: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main (SMF), Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria", Genova (MCNG), British Museum /(Nat. Hist.), London (BMNH) und Naturhistorisches Museum Wien (NHMW).

Die meisten adulten Exemplare wurden individuell untersucht. Von jedem Individuum ermittelte ich folgende Maße: Kopflänge (= Pileuslänge), Kopfbreite, Kopfhöhe, Kopf—Rumpflänge, Länge von Vorder- und Hinterbein, Länge der längsten, 4. Zehe des Hinterfußes, Breite und Höhe des Analschildes. Aus diesen Werten errechnete ich folgene Proportionen:

1. relative Kopflänge (Kopflänge x 100 / Kopf—Rumpflänge),
2. relative Hinterbeinlänge (Hinterbeinlänge x 100 / Kopf—Rumpflänge),
3. relative Länge der 4. Zehe (4. Zehe x 100 / Hinterbeinlänge),
4. relative Schwanzlänge (Schwanzlänge / Kopf—Rumpflänge),
5. Analschildindex (Breite / Höhe des Anale).

Es wurde darauf verzichtet, die relative Kopfbreite bzw. Kopfhöhe zu ermitteln, denn beide Merkmale sind zu sehr vom jeweiligen Erhaltungszustand der untersuchten Tiere

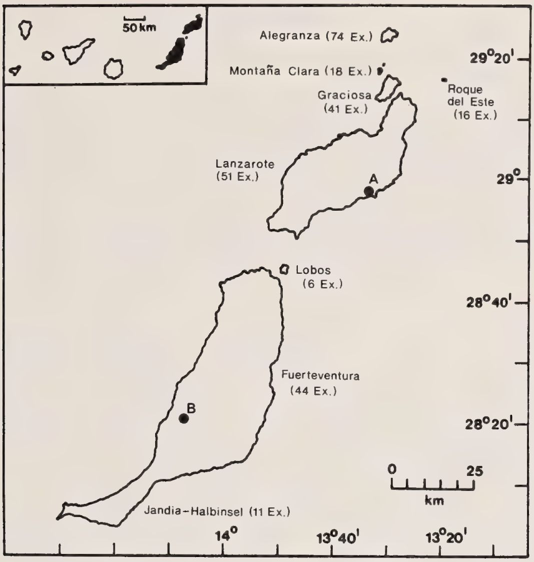


Abb. 1: Übersicht des Verbreitungsgebietes von *Gallotia atlantica*. In Klammern Anzahl der jeweils untersuchten Exemplare. Punkt A: Arrecife (terra typica restricta von *G. a. atlantica*); Punkt B: Pajara (terra typica von *G. atlantica mahoratae*).

abhängig. Da sich die relative Vorder- und Hinterbeinlänge auch bei dieser Art in ihrer Aussage weitgehend entsprechen (vgl. Peters 1964: 195 u. Bischoff 1982a: 3), verzichte ich auf die gesonderte Darstellung des erstgenannten Merkmals.

Folgende Pholidosemerkmale wurden untersucht (alle an beiden Körperseiten auftretenden Merkmale wurden pro Tier doppelt gezählt): Anzahl der Postnasalia, Frenalia, Praeocularia, Supralabialia vor und hinter dem Suboculare, Supraciliargranula, Supratemporalia, Temporalia, Ohrdentikel, Submaxillaria, Gularia in einer Längsreihe zwischen der Symphyse der Submaxillaria und dem Collare, Collaria, Dorsalia in einer Querreihe um die Körpermitte, Ventraliaquer- (getrennt nach Geschlechtern) und -längsreihen, Femoralporen, Subdigitallamellen, Schuppen zwischen den Femoralporen, Praeanalia und Schuppen um den 6. Schwanzwirtel. Außerdem wurde geprüft, ob zwischen Rostrale und Internasale Kontakt besteht, ein zusätzliches Schildchen zwischen die Praefrontalia geschoben ist und sich jederseits an der äußeren, hinteren Ecke der Parietalia ein zusätzliches Schildchen befindet.

Aus den Kopf—Rumpflängen der jeweils größten Männchen und Weibchen pro Population errechnete ich die Mittelwerte. Von den Indizes und den Pholidosemerkmalen, welche eine gewisse Variabilität erkennen ließen, wurden die Mittelwerte und Standardabweichungen errechnet. Die Mittelwerte der einzelnen Inselpopulationen setzte ich dann mit Hilfe des t-Tests zueinander in Beziehung. Um die Variabilität der Merkmale zwischen den verschiedenen Inselpopulationen besser beurteilen zu können, verglich ich auch einzelne Populationen von den beiden Hauptinseln untereinander.

Jungtiere wurden grundsätzlich bei allen geschlechts- und altersabhängigen Merkmalen nicht berücksichtigt, da ich sie nicht von allen Inseln zur Verfügung hatte.

Schließlich wurden noch Färbungs- und Zeichnungsmerkmale untersucht und miteinander verglichen.

Ergebnisse

Merkmalsanalyse

1. Größe: Zwischen den Männchen der beiden Hauptinseln bildet die erreichbare maximale Körpergröße einen bemerkenswerten Unterschied. Bereits Steindachner (1891: 296), Werner in Krefft (1908: 400) und Krefft (1949: 19 u. 1950: 431) weisen darauf hin. Um diesen Unterschied etwas zu veranschaulichen, habe ich von den jeweils größten Männchen und Weibchen der einzelnen Inseln die Mittelwerte der Kopf—Rumpflänge errechnet (Tab. 1). Eine statistisch abgesicherte Aussage ist hier nicht möglich, weshalb auf die Errechnung der Standardabweichung verzichtet wurde. Es wird aber deutlich, daß die Männchen von Lanzarote bedeutend größer als die von allen anderen Inseln werden können. Jene von Fuerteventura erreichen nicht annähernd die gleichen Maße, aber auch die der kleineren, Lanzarote nördlich vorgelagerten Eilande bleiben deutlich kleiner. Immerhin zeigt sich aber, daß zumindest die von Graciosa und vom Roque del Este in ihren Maximalmaßen über jenen von Fuerteventura liegen.

Interessanterweise ist ein solcher Unterschied bei den Weibchen nicht erkennbar. Lediglich die größten Weibchen von Lanzarote, Graciosa und vom Roque del Este deuten an, daß sie etwas größer werden können als die von Fuerteventura.

Tabelle 1: Kopf-Rumpflängen von *G. atlantica.*

Herkunft	♂			♀		
	n	Grenzw.	$\bar{x}$	n	Grenzw.	$\bar{x}$
Jandia-Halbi.	2	61,6—72,5	67,1	3	50,3—52,7	51,8
Fuerteventura	19	50,5—74,8	65,1	15	43,9—64,4	52,5
Lobos	1	54,2		4	38,0—49,8	44,2
Lanzarote	21	60,0—101	82,6	17	42,4—66,6	52,0
Graciosa	12	52,5—75,8	66,5	7	44,1—65,7	53,8
Montaña Clara	9	55,5—65,7	60,1	9	48,5—60,3	52,5
Alegranza	12	50,3—68,9	62,1	8	45,9—61,5	54,6
Roque d. Este	8	53,5—76,1	61,1	5	51,0—67,8	58,8

2. Körperproportionen: Die Proportionen der verglichenen Populationen sind sehr ähnlich (vgl. Tab. 2). Bei allen untersuchten Merkmalen ergab der t-Test kaum signifikante Unterschiede.

Die relative Kopflänge nimmt bei beiden Geschlechtern klinal von Süd nach Nord ab, ein Trend, den auch vergleichsweise mituntersuchte Einzelpopulationen der beiden Hauptinseln bestätigen. Bemerkenswerterweise sind die Eidechsen Fuerteventuras aber etwas kurzköpfiger als die von Lanzarote, wodurch der klinale Trend einen leichten Knick bekommt. Auch auf die auffallende Langköpfigkeit der Männchen von der Jandia-Halbinsel und die Kurzköpfigkeit der Weibchen vom Roque del Este sei hingewiesen.

Der relativen Kopflänge vergleichbar sind die Verhältnisse bei der relativen Hinterbeinlänge der Weibchen, während sie bei den Männchen genau gegenläufig sind, denn bei ihnen ist eine Längenabnahme von Süd nach Nord angedeutet. Die schwache Unterbrechung der klinalen Tendenz zwischen den Hauptinseln läßt sich auch hier erkennen. Grundsätzlich ist die Beinlänge bei *G. atlantica* außerordentlich variabel, selbst am gleichen Exemplar können beide Vorder- bzw. Hinterbeine unterschiedlich lang sein (Steindachner 1891: 295). Das mindert den Wert dieses Merkmals für die Charakterisierung infraspezifischer Gruppierungen ganz erheblich.

Tabelle 2: Proportionswerte von *G. atlantica.*

Herkunft	n	Grenzw.	$\bar{x}$	s	n	Grenzw.	$\bar{x}$	s
	Kl x 100 / KRl ♂				Kl x 100 / KRl ♀			
Jandia-Halbi.	2	24,68—24,83	24,76	0,11	4	22,07—24,86	23,38	1,2
Fuerteventura	19	23,49—25,23	24,29	0,57	16	21,35—24,61	22,73	1,13
Lobos	1	26,38	—	—	4	22,09—24,21	23,1	0,88
Lanzarote	21	23,48—25,83	24,33	0,68	16	21,71—24,83	22,92	0,95
Graciosa	12	23,38—24,83	24,14	0,45	8	21,31—24,72	22,69	1,42
Montaña Clara	9	22,86—25	23,86	0,6	9	21,23—24,3	22,44	1,02
Alegranza	12	22,06—25,36	24,18	0,94	8	20,16—24,24	21,83	1,52
Roque d. Este	8	21,87—25,44	23,89	1,07	5	20,21—22,2	21,15	0,72
	Hb x 100 / KRl ♂				Hb x 100 / KRl ♀			
Jandia-Halbi.	2	52,41—55,2	53,81	1,97	4	51,29—58,7	55,38	3,44
Fuerteventura	18	49,53—61,2	54,25	3,07	16	45,03—59,16	51,3	3,75
Lobos	1	59,78	—	—	4	49,2 —54,08	52,06	2,13
Lanzarote	21	48,94—59,34	53,97	3,02	17	47,9 —59,91	53,27	3,33
Graciosa	12	48,49—56,38	52,54	2,42	8	45,21—61,45	52,21	5,47
Montaña Clara	8	48,93—60	53,57	3,2	9	46,44—55,58	51,21	2,8
Alegranza	12	52,14—57,8	54,72	1,99	8	43,75—59,47	50,29	5,54
Roque d. Este	8	51,33—58,2	55,77	2,34	5	45,72—54,66	51,08	3,6
	4. Zehe x 100 / Hb ♂				4. Zehe x 100 / Hb ♀			
Jandia-Halbi.	2	32,37—39,41	35,89	4,98	4	35,27—37,14	36,19	0,77
Fuerteventura	18	28,15—37,62	34,67	2,67	15	34,53—38,17	36,28	1,16
Lobos	1	34,57	—	—	4	34,91—44,06	38,34	3,98
Lanzarote	21	31,74—38,17	35,38	1,61	17	33,23—40,98	36,17	1,99
Graciosa	12	32,76—38,51	35,37	1,58	8	34,68—38,61	36,27	1,52
Montaña Clara	8	32,21—37,38	34,54	1,87	9	34,3 —39,1	35,86	1,54
Alegranza	12	32,51—37,7	35,48	1,64	8	31,3 —38,7	34,28	2,38
Roque d. Este	8	34,56—37,79	36,19	1,28	5	34,27—36,98	35,53	1,2
	Schwanzl./KRl ♂				Schwanzl./KRl ♀			
Jandia-Halbi.	—	— —	—	—	2	1,79— 1,86	1,83	0,05
Fuerteventura	3	1,9 — 2,11	2,01	0,1	5	1,62— 2,16	1,87	0,22
Lobos	—	— —	—	—	—	— —	—	—
Lanzarote	5	1,47— 1,76	1,65	0,15	5	1,67— 2,24	1,92	0,21
Graciosa	—	— —	—		4	1,97— 2,07	2,02	0,06
Montaña Clara	1	1,98 —	—	—	2	1,89 1,99	1,94	0,07
Alegranza	2	1,88— 1,89	1,89	0,01	2	1,71— 2,26	1,99	0,39
Roque d. Este	—	— —	—	—	—	— —	—	—

Tabelle 3: Pholidosewerte von *G. atlantica.*

Herkunft	n	Grenzw.	$\bar{x}$	s	n	Grenzw.	$\bar{x}$	s	n	Grenzw.	$\bar{x}$	s
	Dorsalia				Ventraliaquerreihen ♂				Ventraliaquerreihen ♀			
Jandia-Halbi.	7	44 −53	46,86	3,24	3	26 −27	26,67	0,58	4	26−30	28	1,63
Fuerteventura	36	40 −47	44,56	1,68	22	26 −29	26,75	0,85	16	26−29	27,81	0,91
Lobos	6	42 −49	46,17	2,71	1	25	—	—	4	28−29	28,5	0,58
Lanzarote	40	38 −53	47,45	2,76	21	24 −29	26,95	1,24	18	25−30	28,22	1,26
Graciosa	20	44 −53	47,35	2,25	12	26 −28	26,75	0,97	8	27−29	28	0,76
Montaña Clara	18	41 −51	45,89	2,76	9	25 −28	26,67	1	9	27−29	27,67	0,87
Alegranza	20	45 −53	47,3	2,27	12	26 −29	27,17	1,19	8	27−29	28	0,93
Roque d. Este	16	43 −50	47,13	2,03	8	26 −28	27,13	0,84	5	28−29	28,2	0,45
	Supraciliargranula				Gularia				Collaria			
Jandia-Halbi.	14	6 −11	7,21	1,37	7	24 −30	27,43	1,99	7	6−11	8,71	1,6
Fuerteventura	72	4 − 9	6,94	0,98	36	22 −30	25,89	1,98	36	7−15	9,61	1,59
Lobos	12	5 − 8	6,75	0,97	6	25 −30	27,33	1,75	6	8−11	9,17	0,98
Lanzarote	76	4 − 9	6,75	1,22	40	22 −32	25,2	2,11	40	7−11	9	1,13
Graciosa	44	5 − 9	6,36	0,99	20	23 −29	25,65	1,66	20	8−12	9,55	1,1
Montaña Clara	35	6 − 8	7,03	0,82	18	21 −31	25,83	2,26	18	7−11	8,83	1,15
Alegranza	39	5 − 9	6,87	0,77	20	23 −30	26	1,89	20	7−12	9,45	1,28
Roque d. Este	32	5 − 9	7	0,8	16	24 −28	25,69	1,14	16	7−11	9,06	1
	Supratemporalia				Temporalia				Ohrdentikel			
Jandia-Halbi.	13	4 − 6	4,77	0,6	14	41 −77	52,29	9,14	14	3− 5	3,57	0,65
Fuerteventura	71	2 − 5	4,1	0,78	68	29 −69	46,35	8,85	72	2− 6	3,43	0,75
Lobos	12	3 − 4	3,75	0,45	12	36 −82	51,58	15,47	12	2− 4	3,17	0,72
Lanzarote	73	3 − 6	3,92	0,78	71	26 −64	41,68	9,02	75	2− 6	3,64	0,83
Graciosa	40	2 − 5	3,78	0,73	40	26 −56	38,75	7,64	39	2− 5	3,59	0,64
Montaña Clara	34	3 − 5	3,5	0,56	34	28 −61	41,71	7,48	36	2− 5	3,67	0,59
Alegranza	39	2 − 5	3,67	0,84	39	31 −58	41,26	6,05	40	2− 5	3,25	0,63
Roque d. Este	32	2 − 4	3,22	0,79	32	34 −58	44,19	6,52	32	2− 4	3,31	0,69

	Femoralporen				Subdigitallamellen				Schuppen u. d. 6. Schwanzwirtel			
Jandia-Halbi.	14	19—23	20,07	1,27	13	30—32	30,46	0,66	7	24—28	25,57	1,62
Fuerteventura	70	17—23	19,73	1,29	64	25—32	29,14	1,59	36	23—28	25,19	1,28
Lobos	10	18—23	20,5	1,58	9	27—31	29,44	1,51	5	23—27	25,2	1,64
Lanzarote	80	17—23	19,58	1,33	75	26—33	30,05	1,52	40	22—32	26,68	1,94
Graciosa	30	17—24	20,3	1,69	39	27—33	29,67	1,48	20	25—30	27,4	1,19
Montaña Clara	36	18—23	20,33	1,39	32	26—33	29,72	1,51	18	24—29	26,28	1,45
Alegranza	40	17—23	19,95	1,28	36	28—34	30,44	1,58	20	25—31	27,7	1,69
Roque d. Este	32	18—23	19,53	1,11	30	28—34	30,83	1,62	16	24—29	27,25	1,44
	Schupppen zw. d. Femoralporen				Praeanalia							
Jandia-Halbi.	7	2—4	3,29	0,76	7	6—9	7,43	0,98				
Fuerteventura	36	2—6	3,28	0,7	36	6—9	7,08	0,73				
Lobos	5	2—3	2,8	0,45	5	6—8	7	1				
Lanzarote	40	2—5	3,43	0,68	40	6—9	7	0,72				
Graciosa	20	2—4	3,3	0,73	19	6—9	7,05	0,78				
Montaña Clara	18	2—6	3,28	0,96	18	6—8	6,83	0,62				
Alegranza	20	2—5	3,5	0,69	20	6—9	7	0,86				
Roque d. Este	16	3—5	3,69	0,6	16	6—8	6,75	0,58				
	Breite / Höhe d. Anale ♂				Breite / Höhe d. Anale ♀							
Jandia-Halbi.	2	1,22—1,32	1,27	0,07	2	1,3—1,56	1,43	0,19				
Fuerteventura	19	1,26—1,91	1,49	0,16	16	1,1—1,54	1,27	0,14				
Lobos	1	1,69	—	—	4	1,17—1,67	1,39	0,21				
Lanzarote	21	1,24—1,78	1,43	0,15	17	1,15—1,89	1,39	0,19				
Graciosa	11	1,25—1,74	1,49	0,15	8	1,17—1,83	1,39	0,24				
Montaña Clara	9	1,1—1,5	1,31	0,13	9	1,14—1,47	1,29	0,09				
Alegranza	12	1,14—1,86	1,42	0,19	8	1,17—1,37	1,26	0,07				
Roque d. Este	8	1,24—1,56	1,41	0,1	5	1,05—1,15	1,09	0,04				

Noch deutlicher zeigt sich die starke Variabilität bereits innerhalb der einzelnen Populationen bei der relativen Länge der 4. Zehe.

Ein an sich sehr aussagekräftiges Merkmal ist die relative Schwanzlänge, doch läßt es sich bei *G. atlantica*, wie bei den kanarischen Eidechsen generell, kaum verwenden, da die überwiegende Mehrheit aller adulten Exemplare regenerierte Schwänze hat. Die wenigen vollständigen Exemplare deuten an, daß die großwüchsigen Männchen Lanzarotes am kurzschwänzigsten, jene von Fuerteventura am langschwänzigsten und die der kleinen, Lanzarote nördlich vorgelagerten Eilande relativ langschwänziger als die der Hauptinsel sind. Bei den Weibchen, die sich ja kaum in ihrer Körpergröße unterscheiden, ist eine klinale Tendenz in der Längenzunahme zu erkennen, und zwar nimmt die Länge des Schwanzes von Süd nach Nord zu.

3. Pholidose: Einige der von mir untersuchten Pholidosemerkmale sind bei *G. atlantica* sehr einheitlich. Eventuelle Abweichungen kommen nur vereinzelt und dann auch überall im Verbreitungsgebiet der Art, nicht etwa bei bestimmten Populationen, gehäuft vor. So besitzt *G. atlantica* in der Postnasalregion stets je 1 Postnasale und 1 Frenale. Nur vier Exemplare haben auf einer Kopfseite 2 Frenalia. Vor dem Auge ist fast immer 1 Praeoculare, vier Tiere haben 2, eins hat 3 und einem fehlt es. Vor dem Suboculare liegen jederseits 4 Supralabialia, zweimal sind es auf einer Kopfseite 5 und einmal 3. Ein weiteres Tier hat jederseits 3 Supralabialia. Hinter dem Suboculare befinden sich, bis auf eine Ausnahme (hier 1), immer 2 Supralabialia. Der Unterkiefer wird von 5 Paar Submaxillaria bedeckt, von denen die ersten 3 Paare Kontakt miteinander haben. In einem Viertel bis Fünftel aller Fälle befindet sich hinter dem 5. Submaxillare eine mehr oder weniger vergrößerte Kehlschuppe. Rostrale und Internasale haben nie Kontakt miteinander, und zwischen den Praefrontalia liegt ein zusätzliches kleines Schildchen. Bei allen Tieren befindet sich jederseits an der hinteren, äußeren Ecke der Parietalia ein vergrößertes Schildchen.

Normalerweise fehlt dieser Art in der Temporalregion ein Massetericum. Lediglich bei 7 Exemplaren ist es vorhanden, die bemerkenswerterweise alle von Fuerteventura oder Lobos stammen. Bei den Vertretern der nördlicheren Inseln hat es nur ein Tier vom Roque del Este auf einer Kopfseite angedeutet.

Es wäre noch darauf hinzuweisen, daß ziemlich oft in der Pholidose des Kopfbereiches Unregelmäßigkeiten auftreten, vor allem in der Temporalregion und im Bereich von Interparietale und Occipitale.

Die Variationsbreite aller übrigen von mir überprüften Pholidosemerkmale wird durch Tab. 3 dokumentiert. Die Mehrheit dieser Merkmale zeigt jedoch nur eine große innerartliche Variabilität, die keine geographisch abgrenzbaren Gruppierungen erkennen läßt. Bei den Supratemporalia ist im Mittelwert eine leichte Abnahme von Süd nach Nord, bei den Schuppen zwischen den Femoralporen dagegen eine leichte Zunahme zu erkennen. Dagegen sind die Anzahl der Dorsalia in einer Querreihe um die Rückenmitte, die Anzahl der Temporalia, die Anzahl der Schuppen um den 6. Schwanzwirtel und, mit Abstrichen,

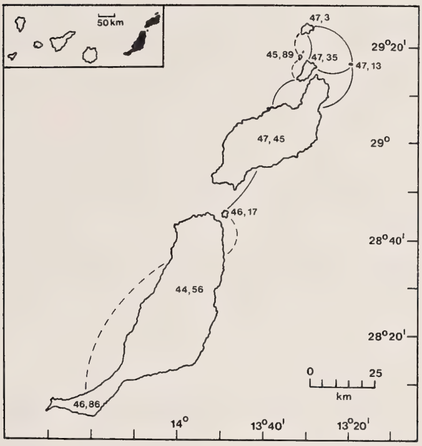
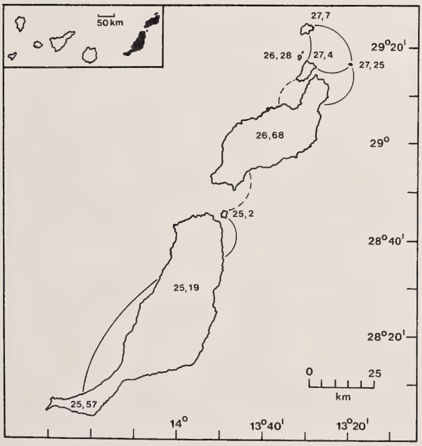

50km
47,3
45,89
47,35
47,13
29°20'
47,45
29°
46,17
28°40'
44,56
28°20'
0
25
km
46,86
14°
13°40'
13°20'

Abb. 2: Vergleich der mittleren Anzahl der Dorsalia im t-Test; — = identische Werte (p >0,2), - - - = nicht signifikante Unterschiede (p >0,05), fehlende Verbindungslinie = p <0,05 (gilt auch für die Abb. 3 und 4).


50km
27,7
26,28
27,4
27,25
29°20'
26,68
29°
25,2
28°40'
25,19
28°20'
0
25
km
25,57
14°
13°40'
13°20'

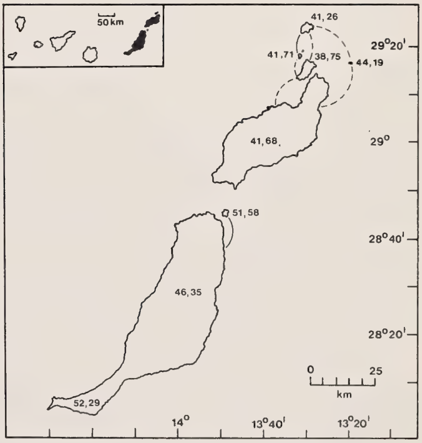

50km
41,26
41,71
38,75
44,19
29°20'
41,68
29°
51,58
28°40'
46,35
28°20'
0
25
km
52,29
14°
13°40'
13°20'

Abb. 3 (links): Vergleich der mittleren Anzahl der Schwanzwirtelschuppen im t-Test.

Abb. 4 (rechts): Vergleich der mittleren Anzahl der Temporalia im t-Test.

die Anzahl der Ventraliaquerreihen zur Abgrenzung innerartlicher Einheiten geeignet. Nur sie wurden deshalb im t-Test verglichen.

Im Mittelwert haben die Eidechsen von Fuerteventura und Lobos deutlich weniger Dorsalia als die von Lanzarote und seinen nördlich vorgelagerten Eilanden. Die Differenz hat ein hochsignifikantes Niveau (Abb. 2).

Bei der Anzahl der Schwanzwirtelschuppen liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch hier haben die Eidechsen der nördlicheren Inseln deutlich höhere Werte als die der südlicheren. Auch hier ist die Differenz zwischen beiden Hauptinseln hochsignifikant (Abb. 3).

Die Tendenz der Temporaliazahl ist genau gegenläufig. Hier haben die Tiere von den südlicheren Inseln die höchste und die der nördlicheren die geringste Anzahl. Wieder ist ein deutlich signifikanter Unterschied zwischen beiden Hauptinseln erkennbar (Abb. 4).

Bemerkenswert ist in allen Fällen, daß sich die Eidechsen der Jandia-Halbinsel sowohl von ihren Nachbarpopulationen auf Fuerteventura als auch vom restlichen Fuerteventura insgesamt zwar nie signifikant, aber meist deutlich unterscheiden.

Die Eidechsen der kleinen, zwischen Fuerteventura und Lanzarote gelegenen Insel Lobos scheinen teilweise zwischen diesen beiden Inseln zu vermitteln, doch meist mit eindeutig stärkerer Affinität zu Fuerteventura. Allerdings war die Materialbasis von diesem Eiland zu gering, um hier eine abgesicherte Aussage machen zu können.

Zu bemerken ist schließlich auch, daß sich die kleineren Eilande Montaña Clara und Roque del Este in einigen Fällen signifikant von Lanzarote oder den übrigen Eilanden abgrenzen.

Bei den Ventraliaquerreihen ist für beide Geschlechter eine leichte klinale Tendenz zu erkennen, und zwar nimmt ihre Anzahl minimal von Süd nach Nord zu. Ein signifikanter Unterschied ist nirgends vorhanden. Dieser besteht dagegen in diesem Merkmal bei allen Populationen zwischen den Geschlechtern, was nicht verwunderlich ist, denn bei allen Lacertiden haben die Weibchen eine höhere Anzahl als die Männchen. Bemerkenswert ist eher, daß die Unterschiede relativ gering sind, denn in keiner Population findet sich der hochsignifikante Unterschied von $p < 0{,}001$.

Bei der überwiegenden Mehrheit aller Tiere finden wir die Ventralia in 10 Längsreihen angeordnet. Ganz vereinzelt kommen Exemplare mit 8 oder 12 sowie, bemerkenswerterweise, 9 Reihen vor.

4. Färbung und Zeichnung: Bereits Steindachner (1891: 295) weist auf die außerordentlich große Variabilität der Färbung und des Zeichnungsmusters bei *G. atlantica* hin. Dabei sind die Grundfärbung sowie die Intensität des Zeichnungsmusters ganz offensichtlich vom jeweils bewohnten Substrat abhängig (Krefft 1949: 20 u. 1950: 430). So sind, und das trifft für alle Inseln zu, auf hellem Sandboden lebende Eidechsen immer sehr hell bräunlich gefärbt, mit unterschiedlich stark verblaßtem Zeichnungsmuster, und im anderen Extrem, zwischen dunklem Gestein vorkommende Exemplare stark verdunkelt, zum Teil fast schwarzbraun mit in dieser Färbung untergegangenem Zeichnungsmuster. Am kontrastreichsten sind die auf mit vielen Steinen übersäten, teilweise auch mit spärlicher Vegetation bedeckten Verwitterungsböden lebenden und vor allem auch die an den unzähligen Legsteinmauern vorkommenden Eidechsen gefärbt.

Auf grau- bis olivbraunem Grund haben sie oft ein auffälliges Zeichnungsmuster. Dieses ist wiederum sehr variabel und besteht aus hellen und dunklen Längszeichnungselementen und/oder ebensolchen Querelementen sowie aus mehr oder weniger deutlichen hellen Ozellen, wobei bei den insgesamt einheitlicher gezeichneten Weibchen fast immer die Längsstreifung vorherrscht. Aus eigener Erfahrung weiß ich, daß die Eidechsen mit ihrem an sich recht auffälligen Muster gerade in den zuletzt genannten Lebensräumen ausgezeichnet getarnt sind und leicht übersehen werden können. Wie diese Ausführungen zeigten, sind sowohl die Färbung als auch die Zeichnung bei *G. atlantica* weitgehend von den im jeweiligen Lebensraum vorhandenen Gegebenheiten abhängig. Sie eignen sich aus diesem Grunde nicht zur Charakterisierung innerartlicher Gruppierungen. Ein Merkmal muß man allerdings davon ausnehmen, nämlich die blauen Flankenozellen der Männchen. Auf den südlicheren Inseln Fuerteventura und Lobos sind diese immer sehr klein, maximal nie größer als der Durchmesser von 3 lateralen Schuppen. Bei den Männchen von Lanzarote sind sie dagegen fast immer deutlich größer. Im Extremfall können sie zusammenfließen und an den Flanken ein durchgehendes blaues oder blaugrünes Längsband bilden. Blaue Flankenbänder kommen bei den Eidechsen der nördlichen Eilande offensichtlich nicht vor, doch sind bei ihnen die Flecken immerhin oft deutlich größer als der Durchmesser von 3 Lateralschuppen.

Diskussion und Schlußfolgerungen

Nachdem in den vorhergehenden Kapiteln die von mir untersuchten Merkmalskomplexe dargestellt wurden, will ich diese jetzt kurz bewerten. Deutlich tritt eine Differenzierung zwischen Fuerteventura und Lobos einerseits sowie Lanzarote, Graciosa, Montaña Clara, Alegranza und dem Roque del Este andererseits zutage, die sich in der unterschiedlichen Größe der Männchen, in der Unterbrechung der klinalen Süd-Nord-Trends bei den Proportionen, den deutlich verschiedenen Mittelwerten bei den Dorsalia, Temporalia und Schwanzwirtelschuppen und der Größe der blauen Flankenozellen der Männchen dokumentieren. Aber auch zwischen den übrigen Inseln bestehen in einzelnen Merkmalen mehr oder weniger deutliche Unterschiede, die jedoch nie das oben genannte Niveau erreichen. Die Eidechsen von Lobos vermitteln einige Male etwas zwischen Fuerteventura und Lanzarote, stehen aber grundsätzlich denen der erstgenannten Insel näher, doch läßt die geringe, mir von dieser Insel zur Verfügung stehende Materialbasis keine eindeutige Aussage zu. Ein Vergleich einzelner Populationen Fuerteventuras zeigte, daß die Eidechsen der südlichen Jandia-Halbinsel verhältnismäßig deutlich von denen des Inselhauptteils abweichen. Im Bereich des schmalen und relativ flachen Isthmus zwischen beiden Teilen der Insel fand in der Vergangenheit wahrscheinlich eine zeitweilige Trennung durch Meeresüberflutung statt, die eine leichte morphologische Differenzierung ermöglichte. Im Bereich der nördlichen Inselgruppe weichen besonders die Eidechsen der beiden kleinsten Eilande, Montaña Clara und Roque del Este, in einigen Merkmalen von denen der übrigen Inseln ab. Nun ist bekannt, daß sich bei Eidechsen von kleinen und kleinsten Inseln, infolge der Kleinheit ihrer Populationen, mutative Veränderungen sehr viel schneller durchsetzen als bei jenen von größeren Inseln oder vom Festland (Gendrifteffekt). Dies wird besonders eindrucksvoll von den Mauereidechsen der Mittelmeerinseln demonstriert (vgl. hierzu Böhme 1985). Theoretisch wäre es auch bei *G. atlantica* denkbar, von jedem Eiland eine Unterart zu beschreiben. Da es jedoch Ziel wissenschaftlicher Namensgebung sein soll, auch im innerartlichen Bereich verwandtschaftliche Beziehungen zu verdeutlichen und nicht zu verwischen, schließe ich mich hier dem Unterartkonzept von Mayr (1975: 45) an: „Eine Unterart kann aus vielen lokalen Populationen bestehen, die sich — obgleich einander sehr ähnlich — sämtlich voneinander genetisch und phänotypisch geringfügig unterscheiden". Um Klarheit über die Wertigkeit der vorhandenen Merkmalsunterschiede zu erhalten, bringe ich diese unter Berücksichtigung des von Böhme (1978: 257) in die Diskussion eingebrachten historischen Aspekts zur möglichen Isolationsdauer der einzelnen Inseln in Beziehung. Da mir Untersuchungen zu dieser Frage nicht bekannt sind, muß ich von den zur Zeit bekannten Gegebenheiten bezüglich der Meerestiefen zwischen den einzelnen Inseln und ihrer Entfernungen untereinander ausgehen. Erstere betragen laut „Mapa militar" zwischen Lanzarote—Fuerteventura ca. 40 m, Lanzarote—Graciosa ca. 13 m, Graciosa—Montaña Clara ca. 13 m, Montaña Clara—Alegranza ca. 52 m, Lanzarote—Roque del Este ca. 102 m und Fuerteventura—Lobos ca. 5 m. Die Küsten der Hauptinseln sind mehr als 10 km voneinander entfernt. Etwa ebensoweit ist der Roque del Este von der Nordküste Lanzarotes entfernt. Alle übrigen kleineren Inseln liegen dicht vor den Küsten der beiden großen Inseln bzw. beieinander (vgl. Simony 1892: 359—369). Während der Glazialzeiten, in denen bekanntlich das Niveau der Weltmeere weit unter dem heutigen lag, hatten die küstennahen Eilande mit Sicherheit Landverbindung mit ihren jeweiligen Hauptinseln. Es ist jedoch nicht klar, inwieweit das auch für den Roque del Este und für die Hauptinseln untereinander zutrifft. Im letzteren Fall ist eine kurzzeitige Verbindung unter Einbeziehung von Lobos denkbar. Als Unwägbarkeit für die letztgenannten Fälle kommt hinzu, daß sich die Kanaren im Laufe ihrer Geschichte wiederholt gehoben bzw. gesenkt haben (vgl. z. B. Franz 1980). Etwa 15 bis 20 m über dem heutigen Meeresspiegel liegende fossile Meeresablagerungen an der Westküste Fuerteventuras, nördlich von Puerto del Toston, demonstrieren dies deutlich.

Trotz gewisser Unterschiede überwiegen die äußeren Gemeinsamkeiten zwischen den Eidechsen vom Roque del Este und dessen Nachbarinseln deutlich. Sie sind eindeutig als Vertreter der nördlichen Populationsgruppe zu erkennen. Die Unterschiede zwischen den Eidechsen der beiden Hauptinseln sind wesentlich gravierender als die zwischen jenen und denen ihrer jeweiligen Nachbarinseln. Abb. 5 versucht das bewußt hoch angesetzte Unterart-Niveau zu verdeutlichen. Der oben zitierten Aussage von Mayr (l. c.) folgend, räume ich also nur den beiden

Großgruppierungen Lanzarote plus Eilande sowie Fuerteventura plus Lobos den Rang von Unterarten ein.

Bevor ich zu den systematischen Konsequenzen komme, möchte ich noch kurz die Farbanpassung von *G. atlantica* diskutieren. Der Gedanke an einen ausgeprägten Selektionsdruck kommt einem ganz unwillkürlich, wenn man das geschilderte Phänomen auf den Ost-Kanaren immer wieder beobachtet. Tatsächlich stellen die meist außerordentlich häufigen Eidechsen, die zudem tagsüber ständig unterwegs sind, die Hauptbeute des auf diesen Inseln verbreiteten Turmfalken (*Falco tinnunculus dacotiae*) dar (Krefft 1949: 42 u. 1950: 436), zumal Kleinsäuger hier ursprünglich nicht vorkamen. Koenig (1890: 326) beschreibt sehr eindrucksvoll die Jagd von *Falco tinnunculus canariensis* auf *G. galloti* auf der Insel Teneriffa. Auf Hierro fanden wir in mehreren Turmfalkengewöllen zu einem erheblichen Teil Reste der dort lebenden *G. galloti caesaris* (Bischoff, Nettmann & Rykena 1979: 160). Auch für andere auf den Ostinseln lebende Vögel sind die Eidechsen sicher eine nicht unwesentliche Nahrungsgrundlage, wie z. B. für den Mäusebussard (*Buteo buteo insularum*), den Kolkraben (*Corvus corax tingitanus*) und den Wiedehopf (*Upupa epops fuerteventurae*) (Angaben nach Bacallado 1976). Daß seit der Besiedlung der Inseln durch den Menschen diesem direkt oder indirekt über die von ihm eingeführten Haustiere oder Kleinsäuger eine große selektive Bedeutung für die Eidechsen zukommt, halte ich für eher unwahrscheinlich.

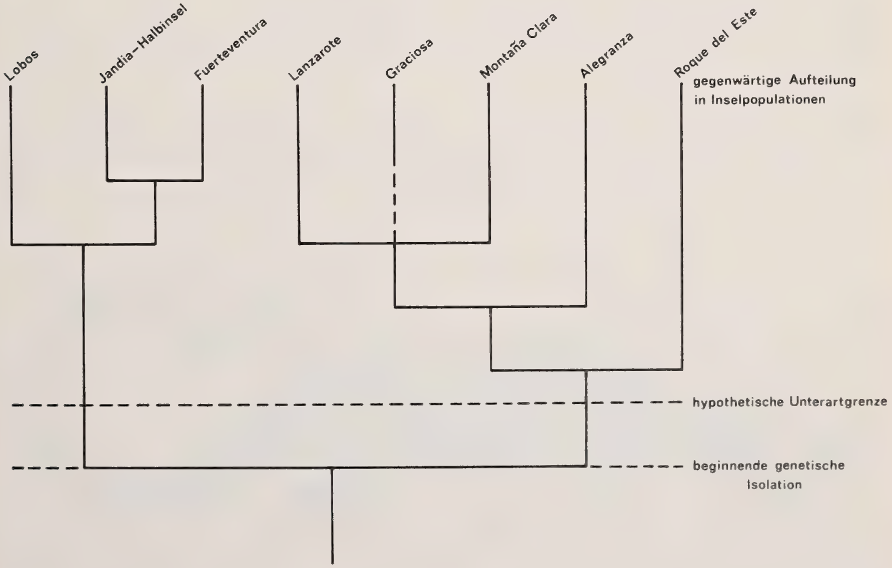

Lobos
Jandia-Halbinsel
Fuerteventura
Lanzarote
Graciosa
Montaña Clara
Alegranza
Roque del Este
gegenwärtige Aufteilung in Inselpopulationen
hypothetische Unterartgrenze
beginnende genetische Isolation

Abb. 5: Hypothetisches Dendrogramm, auf der Basis morphologischer Differenzen zwischen den einzelnen Inselpopulationen erstellt. Alle Zeichnungen U. Bott, ZFMK.

Außer der Selektion durch Freßfeinde ist in begrenztem Maße offenbar auch individueller physiologischer Farbwechsel möglich, wie folgende Einzelbeobachtung zeigt: Die Umgebung der Cueva de los Verdes auf Lanzarote ist weitgehend mit sehr dunkler, fast schwarzer Lava bedeckt. Die hier lebenden Eidechsen sind entsprechend verdüstert, fast schwarz gefärbt. Ein Exemplar nahm ich von hier mit und pflegte es über mehrere Jahre im Terrarium. Auf hellem Flußsand als Bodengrund gehalten, hellte sich die Grundfarbe des Tieres innerhalb einiger Monate deutlich auf und wurde graubräunlich. Eine völlige Farbanpassung an den Bodengrund wurde jedoch nicht erreicht. Andere ebenfalls auf Sandboden gepflegte *G. atlantica* aus anderen Gegenden und von anderen Inseln konnten sich nie in ihrer Farbe an diesen anpassen. Wie weit die Fähigkeit individueller Farbanpassung bei dieser Art ausgebildet ist, müßte einmal experimentell überprüft werden.

Die Herkunft des einzigen erhaltenen Syntypus von *Lacerta atlantica* (Capocaccia 1961: 94) ist mit Lanzarote festgelegt. Somit repräsentieren die Eidechsen dieser Insel die Nominatform. Da laut Peters & Doria (1882: 432) alle Eidechsen bei Arrecife gesammelt wurden, restringiere ich diesen Ort als Terra typica. Die Eidechsen von Fuerteventura habe ich kürzlich als *Gallotia atlantica mahoratae* vorläufig neu beschrieben (Bischoff 1985: 46). Abschließend sollen beide Unterarten kurz charakterisiert und der Lectotypus für *Lacerta atlantica* designiert werden.

Gallotia atlantica atlantica (Peters & Doria, 1882)

Lectotypus und terra typica (hier designiert und restringiert): ♂ad. MCNG 10116, Arrecife/Lanzarote, leg. „Crociere dello Yacht Corsaro", 16. VIII. 1882 (vgl. Abb. 1, Punkt A).

Diagnose: Männchen erreichen eine maximale Gesamtlänge von 285 mm, bei einer Kopf—Rumpflänge von 110 mm. Bei den Weibchen sind es maximal 195 mm und 68 mm. Weitere Merkmale sind die recht hohe Anzahl von Dorsalia

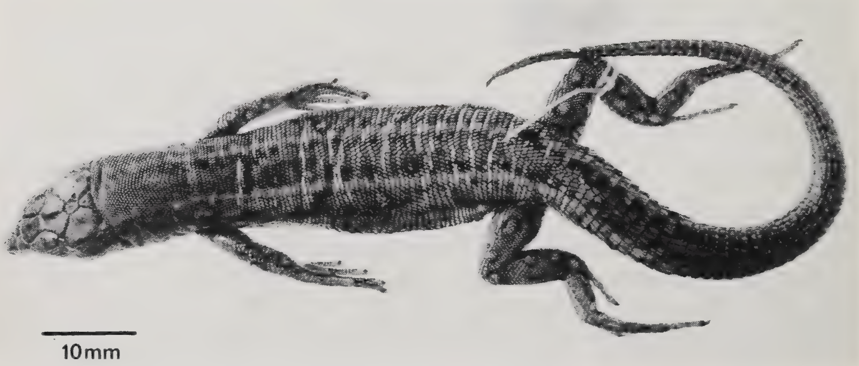


Abb. 6: Lectotypus von *Lacerta atlantica.*

in einer Querreihe um die Körpermitte ($\bar{x} = 47$) und der Schuppen um den 6. Schwanzwirtel ($\bar{x} = 27{,}1$) sowie die geringe Anzahl der Temporalia pro Kopfseite ($\bar{x} = 41{,}5$). Die blauen Flecken an den Flanken der Männchen sind meist größer als der Durchmesser von 3 lateralen Schuppen, können oft sehr großflächig sein und sich sogar zu einem blauen Längsband vereinigen.

Verbreitung: Lanzarote sowie die kleineren Eilande Graciosa, Montaña Clara, Alegranza und Roque del Este.

Beschreibung des Lectotypus (Abb. 6): Relativ kleines Exemplar. Kopf—Rumpflänge = 65 mm, Kopflänge, -breite und -höhe = 15,6 mm, 10,4 mm und 8,4 mm, Vorder- und Hinterbeinlänge = 21,3 mm und 35,5 mm, Länge der 4. (längsten) Zehe = 12,6 mm, Breite und Höhe des Anale = 2.7 mm und 2 mm. Die Errechnung der Körperproportionen ergab folgende Werte: Kopflänge/Kopfbreite = 1,5, Kopflänge/Kopfhöhe = 1,9, Kopflänge x 100/Kopf—Rumpflänge = 24, Vorderbeinlänge x 100/Kopf—Rumpflänge = 32,8, Hinterbeinlänge x 100/Kopf—Rumpflänge = 54,6, 4. Zehe x 100/Hinterbeinlänge = 35,5, Breite/Höhe des Anale = 1,4. Die Pholidose zeigt folgende Werte: Supraciliargranula = 8/7, Postnasalia = 1/1, Frenalia = 1/2, Praeocularia = 1/1, Supratemporalia = 4/5, Temporalia = 52/49, Ohrdentikel = 6/4, Supralabialia vor und hinter dem Suboculare = 4/4 und 2/2, Submaxillaria = 5/5, Gularia = 24, Collaria = 10, Dorsalia in einer Querreihe = 47, Ventralia in einer Quer- und Längsreihe = 10 und 28, Femoralporen = 19/19, Subdigitallamellen = 28/28, Schuppen um den 6. Schwanzwirtel = 29, Schuppen zwischen den inneren Enden der Femoralporenreihen = 4, Praeanalia = 8. Der Pileus und die Schläfen sind sehr gleichmäßig beschildert, letztere mit sehr kleinen Tympanica. An der Symphyse der Submaxillaria liegen 2 weitere etwas vergrößerte Gularia. Das Collare ist deutlich gesägt. Von der Schultergegend an sind die Dorsalia, nach hinten zunehmend deutlicher, gekielt. Kein auffälliger Größenunterschied zwischen Dorsalia und Lateralia. Schuppen auf den Vorderbeinen leicht und auf der Tibia deutlich gekielt. Letztere nur wenig kleiner als Dorsalia. Caudalia dorsal und lateral deutlich, ventral bis zum Regenerat nicht gekielt. Schwanz vom 10. Wirtel an regeneriert.

Oberseits hell graugrün, mit leichtem Metallschimmer, am Schwanz bräunlich werdend. Kopf oberseits braun. Rostrale und vor allem Mentale sind gelb gefärbt. Der Pileus ist nur undeutlich dunkel gefleckt, die oberen Temporalregionen sind ungefleckt. Die vorderen Supralabialia und der obere Teil des Suboculare sind heller als die übrige Kopfseite, was sich als undeutliche helle Linie im unteren Temporalbereich bis zum vorderen Ohrrand fortsetzt. Sublabialia und Submaxillaria sind hell beige, letztere innen grau gewölkt. Die Kehle ist hellgrau, nur im Zentrum vor dem Collare schwarz, außen mit verschwommenen hellen Flecken. Das Collare ist cremefarben. Die Halsseiten sind undeutlich hell gefleckt. Von der Außenkante der Parietalia ausgehend, verlaufen beiderseits des Rückens 2 helle Längslinien, die im Nackenbereich kaum zu erkennen sind und in der Schultergegend etwas deutlicher werden, um am Ansatz des Schwanzregenerates zu enden. Ansonsten ist der Körper mit kurzen hellen Querstreifen bedeckt. Undeutliche dunkle Flecken säumen die Längsstreifen. Etwa 8 Schuppen breit ist die Rückenmitte zeichnungslos. Entlang der unteren Flankenhälfte verläuft jederseits eine Reihe undeutlicher heller Flecken, die oben schwarz gesäumt sind. Zwischen ihnen und dem Rückenstreifen ist jederseits eine Reihe blauer Flecken, die über den Vorderbeinansätzen beginnen und vor den Hinterbeinen enden. Links sind es 7, rechts 5. Kleine blaue Flecken befinden sich auch auf der Kante zwischen Lateralia und Ventralia, deren Anzahl rechts 7 beträgt und links nicht mehr zu erkennen ist. Bauch, Schwanzunterseite und Innenseiten der Beine sind cremefarben und weitgehend fleckenlos. Nur in der Brustregion und auf den äußeren Ventralia sind undeutliche blaugraue Flecken zu erkennen. Die Subdigitallamellen sind dunkelbraun.

Gallotia atlantica mahoratae **Bischoff, 1985**

Holotypus und terra typica: ♂ad. ZFMK 35034, Pajara/Fuerteventura, leg. W. Bischoff & R. Hutterer, 23. V. 1981 (vgl. Abb. 1, Punkt B).
Diagnose (nach Bischoff 1985: 48): „Kleinste kanarische Lacertide. Die Männchen erreichen eine maximale Kopf—Rumpflänge von 74,8 mm und eine Gesamtlänge von 225 mm. Bei den Weibchen sind es 64,4 und 185 mm. Diagnostisch sind weiterhin die recht geringe Anzahl der Dorsalia in einer Querreihe um die Körpermitte (40—47, $\bar{x}$ = 44,6) und der Schuppen um den 6. Schwanzwirtel (23—28, $\bar{x}$ = 25,2) sowie die hohe Anzahl der Temporalia pro Kopfseite (29—69, $\bar{x}$ = 46,4). Die blauen Flecken an den Flanken der Männchen bleiben immer ziemlich klein, maximal einen Durchmesser von 3 x 3 Schuppen einnehmend."
Verbreitung: Fuerteventura und Lobos.

Danksagung. Beim Aufenthalt auf den Inseln unterstützten mich meine Frau Ursula Bischoff und Dr. Rainer Hutterer, Bonn. Vergleichsmaterial aus den von ihnen betreuten Sammlungen verdanke ich Dr. Lilia Capocaccia, Genua, Dr. Konrad Klemmer, Frankfurt/Main, Andrew F. Stimson, London, und Dr. Franz Tiedemann, Wien. Durch Übersetzung fremdsprachiger Textstellen und sonstige Hilfen unterstützten mich Ursula Bott, Dr. Klaus Busse, Dr. Franz Krapp und Engelbert Schmitz, alle Bonn. Durch wertvolle Hinweise und Diskussionsbeiträge halfen mir Dr. Wolfgang Böhme, Dr. Ulrich Joger, beide Bonn, Hans-Konrad Nettmann und Silke Rykena, beide Bremen. Allen Genannten sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Summary

Variability of biometric characters and colour patterns was studied in 287 specimens of *Gallotia atlantica* from all parts of its range. Results indicate a hierarchial system of infraspecific groups. With regard to historical and topographical aspects (isolation time judged from isobates) two different population groups (Lanzarote and surrounding islets; Fuerteventura and Lobos) are distinguished. They represent two subspecies, *Gallotia atlantica atlantica* and *Gallotia atlantica mahoratae*. Furthermore, it is argued that the observed differences in colouration have an adaptive value.

Resumen

Estudios biométricos y eidonómicos de 287 ejemplares de *Gallotia atlantica* de todas las regiones de su distribución demuestran relaciones infraespecíficas de gradación jerárquica. Teniendo en cuenta aspectos topográficos e históricos (según tiempos de aislamiento de acuerdo a las isóbatas) los grupos poblacionales de Lanzarote e islotes cercanos por un lado, y Fuerteventura con Lobos por otro, son considerados como subespecies diferentes (*Gallotia atlantica atlantica* y *Gallotia atlantica mahoratae*). Además pudo constatarse una correlación entre la coloración corporal y el color del substrato.

Literatur

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25 (8): 291—366.

Bacallado, J.J. (1976): Notas sobre la distribucion y evolucion de la Avifauna Canaria. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 413—431. — Den Haag (Junk).

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria, 1882) en Gran Canaria (Rept., Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 9: 377—380.

Bedriaga, J.v. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden-Famile (*Lacerta*, *Algiroides*, *Tropidosaura*, *Zerzumia* und *Bettaia*). — Abh. Senck. naturf. Ges. 14: 1—428.

Bischoff, W. (1982a): Zur Kenntnis der innerartlichen Gliederung der Artwiner Eidechse, *Lacerta derjugini* Nikolskij, 1898 (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 38 (1): 1—52.

— (1982b): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron, 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

— (1985): Vorläufige Beschreibung der Eidechse der Kanareninsel Fuerteventura als *Gallotia atlantica mahoratae* ssp. n. (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 21 (1): 46—54.

—, H.-K. Nettmann & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15 (3): 158—175.

Böhme, W. (1978): Das Kühnelt'sche Prinzip der regionalen Stenözie und seine Bedeutung für das Subspezies-Problem: ein theoretischer Ansatz. — Z. f. zool. Systematik u. Evolutionsforsch. 16 (4): 256—266.

— (1985) (Hrsg.): Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas, Bd. 2/II (im Druck). — Wiesbaden (Aula).

Boulenger, G.A. (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), ed. 2, vol. 3 — London.

— (1920): Monograph of the Lacertidae, vol. 1. — London.

Capocaccia, L. (1961): Catalogo dei tipi di Rettili del Museo civico di storia naturale di Genova. — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, 72: 86—111.

Franz, H. (1980): Nachweis eines holozaenen hoeheren Meeresstandes an der Ostküste der Insel Hierro (Kanarische Inseln).— Vieraea 9 (1979) (1—2): 79—82.

Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — In: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433—456. — Den Haag (Junk).

Koenig, A. (1890): Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den canarischen Inseln. — J. Ornithol. 38 (191 u. 192): 257—488.

Krefft, G. (1949): Beobachtungen an kanarischen Inseleidechsen. — Wochenschr. Aquarien-Terrarienk. 43: 17—21, 41—42, 66—68, 93—94, u. 114—116.

— (1950): Beiträge zur Kenntnis der kanarischen Echsenfauna. — Zool. Anz. (Ergänzungsbd. 1950) 145: 426—444.

Krefft, P. (1908): Das Terrarium. — Berlin (Pfenningstorff), 631 S.

Mayr, E. (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. — Hamburg und Berlin (Parey), 370 S.

Pasteur, G. (1981): A Survey of the Species Groups of the Old World Scincid Genus *Chalcides*. — J. Herpetol. 15 (1): 1—16.

Peters, G. (1961): Die Perleidechse (*Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Subgenus *Gallotia* Boulenger. — Mitt. zool. Mus. Berlin 37 (2): 272—285.

— (1964): Studien zur Taxionomie, Verbreitung und Ökologie der Smaragdeidechsen III. Die orientalischen Populationen von *Lacerta trilineata*. Mitt. zool. Mus. Berlin 40 (2): 185—250.

Peters, W. & G. Doria (1882): Note erpetologiche e descrizione di una nuova specie di *Lacerta* delle Isole Canarie. — Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria, Genova 18: 431—434.

Simony, O. (1892): Die Canarischen Inseln, insbesondere Lanzarote und die Isletas. — Schr. Ver. Verbr. naturw. Kennt. Wien 32: 325—398.

Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. k. k. Hofmus. Wien 6: 287—306.

Wolfgang Bischoff, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 507—512	Bonn, Oktober 1985

Extent of racial divergence in the eastern Canary Island lizard, *Gallotia atlantica*

by

R.S. Thorpe

Introduction

At the time of writing the two widely distributed extant species of *Gallotia* differ markedly in the extent to which subspecies are recognised. Whilst the *Gallotia gallotì* has 5 subspecies*, one for each main western island, Hierro, Gomera, La Palma and two for Tenerife (Boettger & Müller 1914, Bischoff 1982), *G. atlantica* has no trinomials*. This is inspite of the fact that it is widely distributed across all the eastern islands composed of two large islands, Fuerteventura and Lanzarote, and several smaller islands and islets including Lobos, Graciosa, Montana Clara and Alegranza (Fig. 1).

Whilst the western lizard, *galloti* shows obvious inter-island variation in size and colouration the variation in the eastern lizard, *G. atlantica*, is not so obvious. Nevertheless, there are some clear inter-island differences in *G. atlantica*. For example, the male specimens from northern Lanzarote can grow much larger than those on some other eastern islands. This paper attempts to quantitatively compare the extents of racial divergence in *atlantica* to that of *galloti*. Also a preliminary attempt is made at analysing the pattern of racial differentiation in *atlantica*.

Materials and Methods

The six collecting sites for *atlantica* were on Fuerteventura, Lobos, Lanzarote, Graciosa, Montana Clara and Alegranza (Fig. 1). They were single locality sites, thereby avoiding the potential problem of heterogeneity being introduced by intra-island geographic variation. The collecting site for each of the five *galloti* subspecies were also single localities and are figured in Thorpe et al. (1985) and Thorpe (1985b).

To compare the extent of racial variation a Mahalanobis D^2 was computed between each pair of populations (keeping sexes separate) based on the 23 scalation characters and the 24 adjusted body proportions that could be recorded from all species and as used in Thorpe et al. (1985).

To portray the pattern of geographic variation in *G. atlantica*, 27 adjusted body proportions were used to compute Mahalanobis D^2 and canonical variates. The statistical significance of the D^2 between populations was also computed. As a check on the reliability of the pattern the raw body proportions plus SVL were also used to compute D^2 and canonical variates.

---

* In this volume further subspecies are described.

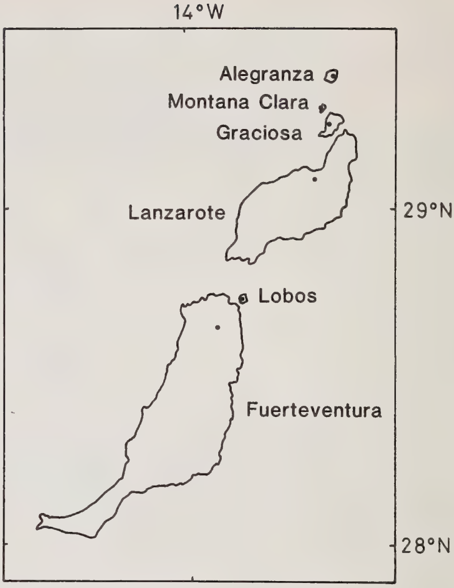


Fig. 1. Map of the eastern Canary Islands occupied by *G. atlantica*. Collection localities indicated by a solid circle.

Results and Conclusions

It is evident from Fig. 2 that although the extent of racial variation in *atlantica* overlaps that of *galloti* it is, on average, always greater in *galloti* irrespective of sex or character type. Nevertheless there still appears to be some racial variation in *atlantica* and the extent of this inter-island divergence in *atlantica* is in some cases as great, or greater, than that between *galloti* subspecies.

The pattern of racial variation in *atlantica* is not consistent between character types in these preliminary analyses and only the results of the analyses of body proportions are presented here. The canonical analyses of adjusted body proportions (males Fig. 3, females Fig. 4) shows that the Lanzarote population tends to be quite divergent from the other populations. These canonical analyses are supported by equivalent analyses using raw body proportions and SVL which also tend to show the divergence of the Lanzarote population from a loose cluster composed on Fuerteventura, Lobos, Graciosa, Montana Clara and Alegranza.

The Lanzarote population is also divergent in its body size insofar as the max SVL in Lanzarote males (>90mm) is noticeably greater than other islands (<76mm), (Thorpe 1985a).

Discussion

The lower level of phenetic divergence found in *atlantica*, compared with *gal-*

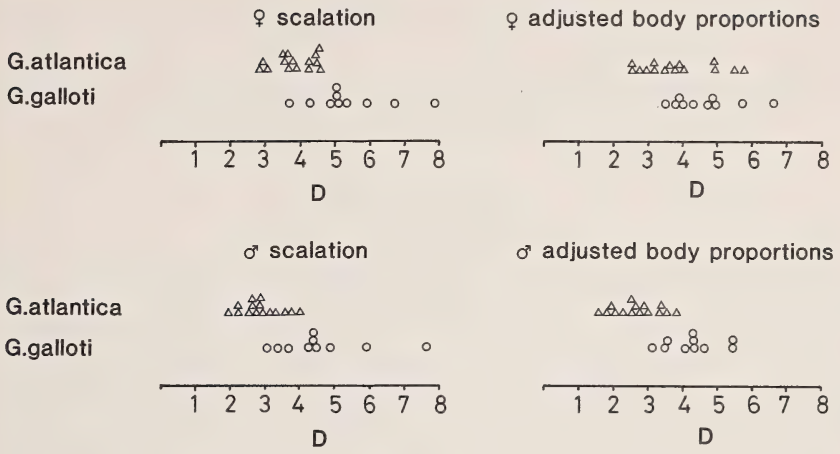


Fig. 2. Relative extent of racial divergence within *galloti* and within *atlantica*. Horizontal axis is Mahalanobis D between populations within *G. atlantica* (triangles) and between populations within *G. galloti* (circles). The populations are from single localities on each island except Tenerife where both subspecies are represented by samples.

loti, conforms to the preliminary numerical phylogenetic analysis presented in Thorpe et al. (1985).

The pattern of distribution and the extent of racial differentiation suggest genetic continuity between the populations until relatively recently due to either rapid and recent spread between islands and/or recent vicariance of the populations. The former facet of the explanation involves a recent origin of *atlantica* in the Canaries and its rapid spread through the eastern islands. Insofar as *atlantica* has a widespread and complete distribution in the eastern Canaries but shows relatively little racial divergence between islands it appears to have some of the features that typify an early stage in Wilson's (1961) taxon cycle. The spatial arrangement of the eastern islands in a closely linked chain separated by only short distances of sea is commensurate with this facet of the explanation as it would facilitate rapid inter-island colonisation.

However, the sea between the islands in the eastern chain is only shallow and they could have been joined in Pleistocene and perhaps recent times when the sea level was lower than at present. Consequently, there could have been genetic continuity between the various island populations until their recent vicariance due to the post-Pleistocene rise in sea level. This could also explain the relatively low level of inter-island divergence but it may not be the sole explanation. It is possible that both factors (recent colonisation evaluation, recent vicariance) play a part in the relatively low levels of divergence because recent vicariance of island populations due to recent rises in sea level can still lead to substantial geographic variation in lizards (Gardner 1984).

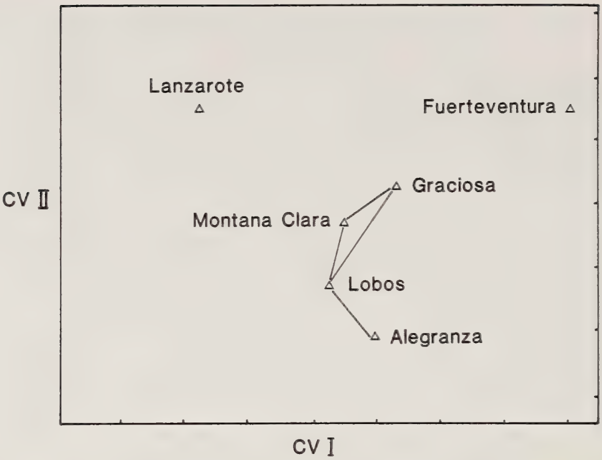


Fig. 3. Canonical analysis of male adjusted body proportions. Triangles indicate population centroids. When the D^2 values are insignificant they are joined by the lines. The canonical variates are marked in units of 2 within-group standard deviations and express 67% of the variation.

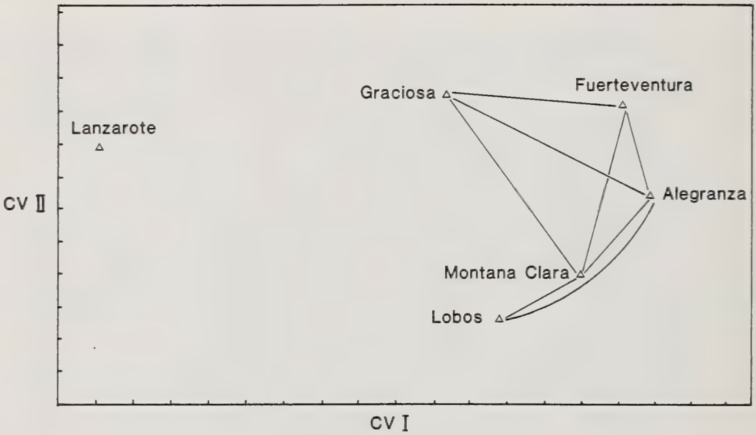


Fig. 4. Canonical analysis of female adjusted body proportions. Symbols as for Fig. 3. The first two canonical variates express 78% of the variation.

Acknowledgements. I would like to thank Kenneth Watt for data recording. Marcos Baez and Antonio Machado made my research possible by their invaluable help.

The Consejo Superior de Investigaciones (Madrid) and the Royal Society (London) funded research visits to the Jardin Botanico 'Viera y Clavijo', Gran Canaria in 1983 and to the Department of Zoology, University of La Laguna, Tenerife in 1984. I would like to thank Dr. Bramwell (Jardin Botanico) and Dr. Ibañez (La Laguna) for invitations to visit their institutions and for their help. I would also like to thank the staff of ICONA in the Canary Islands and Madrid for processing the necessary permits.

Zusammenfassung

Bisher sind für *Gallotia atlantica* keine Unterarten beschrieben, während *G. galloti* mehrere aufweist. Die Streuung von 23 Beschuppungsmerkmalen und 24 Körperproportionen wurde bei *G. atlantica* mit Hilfe des verallgemeinerten Abstands (Mahalanobis D^2) untersucht. Die Unterschiede zwischen *atlantica*-Populationen von verschiedenen Inseln sind im Durchschnitt geringer als bei solchen von *galloti*. Die Kanonische Analyse von Beschuppung und Körperproportionen ergibt kein einheitliches Bild von Unterschieden in beiden Merkmalskomplexen. Männchen und Weibchen von Lanzarote sind jedoch größer als solche von anderen Inseln und weichen von diesen auch in einigen Körperproportionen ab.

Resumen

Mientras que *G. galloti* tiene muchas subespecies, *G. atlantica*, a la hora de escribir, no tiene ninguna. El grado de divergencia racial en *G. atlantica* se analiza empleando Mahalanobis D^2 basado en 23 caracteres de las escamas y 24 dimensiones corpóreas. Por término medio, el nivel de divergencia racial entre las islas en *atlantica* es mas bajo que en *galloti*. Hay poca consistencia en el cuadro de divergencia fenética manifestado por análisis canónico entre el escamado y las dimensiones corpóreas. Sin embargo, tanto para los machos y las hembras como para distintos tratamientos de los caracteres, los análisis canónicos demuestran que el lagarto grande de Lanzarote también tiene tendencia a ser divergente de forma.

Literature

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron 1939) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 14: 67—78.

Gardner, A.S. (1984): The evolutionary ecology and population systematics of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. — Univ. Aberdeen Ph.D. Thesis.

Thorpe, R.S. (1985 a): Body size, island size and variability in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*. — Bonn zool. Beitr. 36: 481—487.

— (1985 b): Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 529—532.

— , K. Watt & M. Baez (1985): Some interrelationsships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 577—584.

Wilson, E.O. (1961): The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. — Am. Nat. 95: 169—193.

R.S. Thorpe, Department of Zoology, University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB9 2TN, Scotland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 513—515	Bonn, Oktober 1985

Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife

by

M. Baez & R.S. Thorpe

Introduction

The geographic variation in the colour pattern of *Gallotia galloti* within the island of Tenerife has been recognised by several authors (Carnero & Perez Padron 1977; Bings 1980; Bischoff 1982). However, the nature of the geographic variation, that is whether it is clinal, categorical or mosaic etc. (Thorpe 1983), has not been critically studied but assumed to be categorical as reflected by the two subspecies recognised by Bischoff (1982).

The aim of this study is to critically consider the pattern of geographic variation in the scalation of *G. galloti* on Tenerife.

Materials and Methods

One hundred and eighty five lizards from seventeen evenly distributed localities were investigated (Fig. 1). The following meristic scalation features were recorded in the number of gular scales, collar scales, dorsal scales, ventral scales along the body, femoral pores and fourth toe lamellae.

Canonical variate analyses were carried out keeping the sexes separate. The pattern of geographic variation was elucidated by plotting the mean canonical variate score localities on the map and then contouring the surface change. Only the first canonical variates were used. The congruence between the pattern of geographic variation in males and females is taken as the correlation between group (locality) mean scores of the first canonical variate.

Results and Discussion

In both the canonical analysis of males and the canonical analysis of females the 'first' variate expresses almost all of the between-locality variation i.e. 99.9 %. There is statistically significant congruence ($r = 0.74$, $p > 0.001$) in the pattern of geographic variation between males and females. The canonical variate scores were subsequently standardized and combined on a 0 to 10 range and plotted on the map.

The change in scores over the area of the map is represented by contours at 2 unit intervals (Fig. 1). These contours reveal, what can broadly be described as, a north to south cline. At one extreme the 8—10 section of the range is reminiscent of the northers area occupied by Bischoff's *G. g. eisentrauti* (1982). However, to the south the scalation continues to change gradually over space so that the central and southern area is occupied by the 6—8 and 4—6 range and the extreme 0—2 range is found in the S.S.E. area around El Medano. It should be noted that the contours are not aggregated into a narrow band showing a sharp zone of transition between two racial categories.

Insofar at is goes the latitudinal pattern of geographic variation revealed in this study agrees with the north-south subspecies recognised by Bischoff (1982). However, the subspecies imply distinct racial categories, whereas this study reveals a more gradual, clinal, change. It should be remembered that the subspecies where largely based on colour pattern whereas this study is based solely on scalation. If the north-south differentiation is caused by primary differentiation of the populations in situ (Thorpe 1984a) in response to current selection pressures, then different character sets can have different patterns in response to different selection factors. There are very distinct climatic differences between the north and south of Tenerife which makes such an 'ecological' cause for the pattern, feasible. On the other hand, the transition could be caused by secondary meeting of previously separate populations. If this is the case then it is

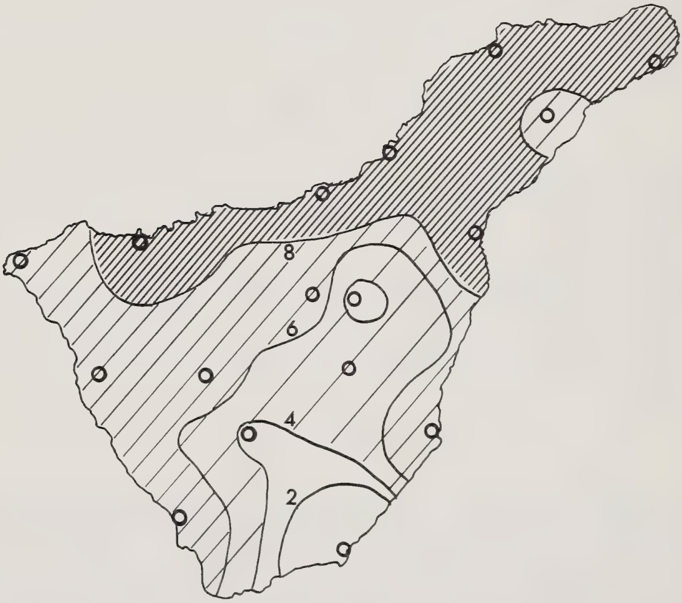


Fig. 1. Map of Tenerife showing latitudinal geographic variation in the scalation of *G. galloti*. The localities are indicated by open circles. The contours (levels 2, 4, 6 and 8) are based on the canonical variate scores expressing geographic variation in scalation on a 0 to 10 range (8—10 heavy shading, 6—8 medium shading. 4—6 light shading, 2—4 blank and 0—2 blank).

possible for the genes determining scalation to penetrate the transition zone if they are selectively neutral. This could result in a gradual transition in the scalation.

Two other explanations are also possible. First, the pattern depicted here could be unreliable. Second, the subspecies could simply reflect a sectioned cline, rather than genuine racial categories. This is a common problem with conventional subspecies (Thorpe 1980, 1984b). Recent studies by the authors indicate that altitudinal variation is superimposed on the latitudinal variation.

Zusammenfassung

Die geographische Variation von 6 Schuppenmerkmalen der *Gallotia galloti* von 17 Fundstellen der Insel Teneriffa wurde mit Hilfe der Kanonischen Varianzanalyse untersucht. Es besteht eine signifikante Übereinstimmung in der geographischen Variation der Beschuppung von Männchen und Weibchen. Die Abgrenzung der multivariaten Felder zeigt, daß die geographische Variation der Beschuppung einem Nord-Süd-Klin folgt.

Resumen

La variación geográfica de *Gallotia galloti* en Tenerife se investiga por análisis canónico de seis caracteres de las escamas observados en diecisiete poblaciones locales. Existe una congruencia significativa entre la variación geográfica de las escamas de los machos y de las hembras. Contorneando los resultados de los análisis de variables se demuestra que la variación geográfica de las escamas es una clina del norte al sur.

Literature

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra, 16(4): 203—214.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron, 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Carnero, A. & F. Perez Padron (1977): Los lagartos de las islas Canarias. — Bol. Ina. Crida (Canarias) 11: 248—253.

Thorpe, R. S. (1980): Microevolution and taxonomy of European reptiles with particular reference to the grass snake *Natrix natrix* and the wall lizards *Podarcis sicula* and *P. melisellensis*. — Biol. J. Linn. Soc. 14: 215—223.

— . (1983): A review of the numerical methods for recognising and analysing racial differentiation. — Numerical Taxonomy: Proc. of NATO ASI series G (Ecological Sciences). No. 1 (ed. Felsenstein, J.). Berlin, Heidelberg and New York, Springer. pp. 404—423.

— . (1984a): Primary and secondary transition zone in speciation and population differentiation: A phylogentic analysis of range expansion. — Evolution 38(2): 233—243.

— . (1984b): Geographic variation in the western grass snake (*Natrix natrix helvetica* in relation to hypothesized phylogeny and conventional subspecies. — J. Zool. Lond. 203: 345—355.

M. Baez, Department of Zoology, University of La Laguna, Tenerife, Islas Canarias; R. S. Thorpe, Department of Zoology, University of Aberdeen, Scotland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 517—528	Bonn, Oktober 1985

Los lagartos de los roques del norte de Tenerife

por

Aurelio Martín

Introducción

La enorme variabilidad de los lagartos de la Isla de Tenerife ha llamado la atención de numerosos investigadores (Steindachner 1891; Boettger & Müller 1914, etc.). Más recientemente, Bings (1980) tipificó esta variación en cuatro fenotipos diferentes, que él denominó A, B, C y D, al tiempo que indicaba la distribución de los mismos en la Isla. Del tipo A (que ocuparía la zona de Anaga y la costa norte hasta Icod de los Vinos), reconoció la variante "A'" que habitaría en el Roque de Fuera de Anaga. Esta forma "A'" fue denominada en base a un solo ejemplar, una hembra muy grande (long. hocico-cloaca = 130 mm), y a las observaciones de varios machos — también muy grandes — por parte de un tal señor Ulrich Hoyer. La hembra mostraba ligeras diferencias en cuanto a diseño y coloración con respecto al tipo A. En julio de 1979, Bings (1980) intentó visitar el Roque de Dentro de Anaga pero sus esfuerzos resultaron infructuosos.

Bischoff (1982), después de estudiar más de 500 ejemplares de *Gallotia galloti* provenientes de distintas zonas de Tenerife consideró oportuno describir una nueva subespecie, *G. g. eisentrauti* en la península y los Roques de Anaga hasta Santa Cruz, y por la costa norte hasta Garachico. La subespecie típica *G. galloti galloti* quedaría restingida al sur, suroeste, sureste y centro de la isla, desde la costa hasta la cumbre. Entre ambas subespecies existirían poblaciones de transición como las del macizo de Teno y las de la Esperanza.

Puesto que ambos Roques de Anaga y el Roque de Garachico, están situados justo enfrente de áreas ocupadas por *G. g. eisentrauti*, nos planteamos dos objetivos fundamentales:

1) Averiguar si los lagartos de estos roques pertenecían o no a la subespecie *eisentrauti*;
2) Intentar confirmar la veracidad de los rumores acerca de grandes lagartos en el Roque de Fuera de Anaga.

Los islotes

Los Roques de Anaga y el Roque de Garachico se encuentran situados en la costa norte de Tenerife (Fig. 1). Las características topográficas de los mismos se muestran en la tabla 1.

Geológicamente, los Roques de Anaga son pitones traqui-fonolíticos, restos de chimeneas volcánicas, los cuales han resistido la erosión marina, y en consecuencia quedaron aislados a medida que se produjo el retroceso de la costa. El Roque de Garachico, también aislado debido a la erosión marina, presenta un origen distinto, ya que su estructura está constituida por apilamiento de sucesivas coladas basálticas en correlación con la estratigrafía de la vecina costa (Talavera, com. pers.).

Los tres roques son bastante escarpados, y son de difícil acceso a consecuencia del mal estado del mar. El desembarco sólo es posible en ciertos días del año, y únicamente se realiza con cierta seguridad en los meses de verano. En el caso del Roque de Dentro de Anaga, es posible llegar caminando desde la costa opuesta, en bajamar y con buen tiempo.

La vegetación de estos enclaves corresponde a la típica del piso basal presente en costa inmediata, aunque lógicamente empobrecida en cuanto al número de especies presentes. Por el interés que tiene para los lagartos, las distintas especies vegetales se han relacionado en la tabla 2. Las especies más abundantes son *Euphorbia balsamifera*, *Asparagus* sp., *Argyranthemum* sp. y *Beta* sp. El Roque de Fuera de Anaga es el más desprovisto de vegetación.

Es interesante constatar que en los tres roques el coleóptero *Hegeter tristis* es muy abundante, y sus restos aparecen en los excrementos de los lagartos junto con materia vegetal.

En cuanto a la avifauna se refiere, los roques albergan colonias de aves marinas, destacando por su abundancia la Gaviota Argéntea (*Larus argentatus*), la Pardela Cenicienta (*Calonectris diomedea*) y el Petrel de Bulwer (*Bulweria bulwerii*). En ambos roques de Anaga existen colonias invernales de Paíño de Madeira (*Oceanodroma castro*).

Aves rapaces depredadoras de lagartos tales como el Cernícalo Vulgar (*Falco tinnunculus*) y el Ratonero Común (*Buteo buteo*) visitan ocasionalmente estos roques, e incluso en uno de ellos (Roque de Dentro de Anaga) nidifica una pareja de cernícalos.

Tabla 1. Características de los roques de mayor tamaño en la costa norte de la Isla de Tenerife.

	Roque de Garachico	Roque de Dentro de Anaga	Roque de Fuera de Anaga
Altura máxima (m)	78	178	66
Superficie (Km^2)	0,05	0,06	0,06
Longitud máx. (m)	280	450	450
Distancia a costa (m)	275	200	1 450
Profundidad máx. (m)	12	1,80	20

Tabla 2. Relación de las diferentes especies vegetales en los distintos roques.

	Roque de Garachico	Roque de Dentro de Anaga	Roque de Fuera de Anaga
Salsola longifolia	+	+	—
Limonium imbricatum	+	—	—
Crithmum maritimum	+	+	+
Astydamia latifolia	—	+	+
Limonium pectinatum	—	+	—
Frankenia sp.	+	—	—
Opuntia dillenii	+	+	+
Euphorbia balsamifera	+	+	+
Schizogyne sericea	—	+	—
Scilla sp.	—	+	—
Campylanthus salsoloides	—	+	—
Euphorbia canariensis	+	+	+
Kleinia neriifolia	+	+	—
Dracaena draco	—	+	+
Ceropegia dichotoma	—	+	—
Rubia fruticosa	—	+	—
Convolvulus sp.	—	+	—
Argyranthemum sp.	+	+	+
Asparagus sp.	+	+	—
Periploca laevigata	—	+	—
Juniperus phoenicea	—	+	—
Aeonium sp.	—	+	—
Aeonium lindleyi	—	+	—
Micromeria cf. *varia*	—	+	+
Asphodelus aestivus	—	+	—
Gramíneas (sin ident.)	—	+	—
Beta sp.	+	+	+
Mesembryanthemum nodiflorum	+	+	+
Chenopodium sp.	—	—	+
Solanum cf. *nigrum*	—	—	+

Material

En diversas ocasiones desde 1982 hasta 1984, hemos visitado estos islotes (principalmente los de Anaga), con el propósito fundamental de estudiar y anillar las poblaciones de aves marinas que allí nidifican. En casi todas las estancias se pernoctó en los roques. Durante estos periodos (un total de 20 días) se realizaron observaciones sobre reptiles, al tiempo que se colectaron 32 ejemplares de *Gallotia galloti*, repartidos como sigue, 13 en el Roque de Garachico, 15 en el Roque de Fuera de Anaga y 4 en el Roque de Dentro de Anaga. *Tarentola delalandii* (no considerada en este trabajo) existe en todos los islotes, habiéndose colectado 12 ejemplares en el Roque de Fuera de Anaga y 1 en el de Garachico.

Klemmer (1976) cita la presencia de *Chalcides viridanus* en el "Roque del Fuera". Nosotros hemos comprobado la existencia de *Chalcides* en los tres roques, pero no hemos podido capturar ningun ejemplar. Aunque probablemente se trate de *Ch. viridanus*, este punto debería ser confirmado.

Todos los especímenes objeto de este trabajo se encuentran depositados en la colección del Departamento de Zoología de la Universidad de La Laguna (= ZLU), el Museo Insular de Ciencias Naturales de Santa Cruz de Tenerife (= MCNSC) y el Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (= ZFMK).

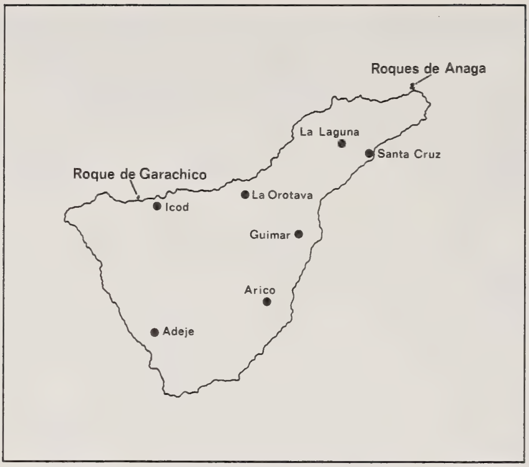


Fig. 1: Situación del Roque de Garachico y los Roques de Anaga.

Resultados y discusión

Como veremos a continuación los dos objetivos que nos habíamos planteados están hasto cierto punto relacionados. Comenzaremos con el segundo punto.

Steindachner (1891) hace referencia a relatos de pastores sobre la existencia de grandes lagartos en los altos de Garachico y Güimar, y también en gran número en el mayor de los roques de Anaga. Ossuna (1898), fracasó en su intento de desembarcar en el mayor de los Roques de Anaga, y por tanto no pudo confirmar los rumores acerca de grandes lagartos, e incluso el de uno descomunal, que el autor especula podría tratarse de un varano, como el que había sido encontrado en 1889 en las inmediaciones del pueblo de Candelaria. Seguramente, se trataba del mismo reptil que cita Steindachner (1891), aunque éste da la fecha de captura el 9 de marzo de 1888. Mertens (1942), refiriéndose a este animal, se pregunta si en realidad no sería un *Lacerta* gigantesco en lugar de un *Varanus* introducido.

Es curioso, que en la actualidad en el Roque de Fuera de Anaga (no el mayor, como indicaban Steindachner y Ossuna, op. cit.) aún existe una cueva ”la cueva del caimán”, cuyo nombre quizás hace alusión al refugio de un lagarto de talla considerable.

Bravo (1954) escribió refiriéndose a *Galloti simonyi* y a *G. stehlini*, ”Similar a estas especies parece ser otro de estos animales que se encuentra aislado en el Roque de Anaga, en Tenerife, a unas dos millas de la costa. Es negro, y se alimenta de semillas de tabaibas (*Euphorbia*) de insectos y huevos de aves marinas. Sus dimensiones son similares a los de los citados”.

Bravo (1953), después de una visita en 1935 al Roque de Fuera de Anaga, indica "En efecto, allí viven lacertas de color negro, con adultos machos de más de 50 cm. Se lograron cazar dos ejemplares no adultos. Los grandes resistieron a los más artificiosos procedimientos de caza, manteniéndose alejados prudentemente de toda trampa o manjar por muy bien presentado que estuviese. Los ejemplares cazados fueron depositados en el Museo del Instituto de La Laguna y por diferentes vicisitudes no han sido estudiados aún."

Casi 50 años transcurrieron, hasta que Baez & Bravo (1983) estudiaron los dos especímenes capturados en el Roque de Fuera de Anaga. Dichos autores los suponen como pertenecientes a la especie *Gallotia simonyi* y los encuadran — de momento — dentro de la subespecie *stehlini.* Al mismo tiempo, consideran que la población ha sido completamente extinguida en los últimos 50 años a manos del hombre, a pesar de no haber visitado nuevamente dicho roque.

Recientemente, hemos tenido la oportunidad de realizar dos visitas a la deteriorada colección del Instituto de Enseñanza Media de La Laguna, donde al parecer permanecen los dos lagartos mencionados. Ambos ejemplares, los mismos que aparecen fotografiados en el artículo de Baez & Bravo (1983) se encuentran en muy mal estado de conservación, y en el interior de los frascos no existe ninguna etiqueta que indique la localidad donde fueron capturados.

Los datos obtenidos por nosotros no sólo no concuerdan con los dados por Baez & Bravo (1983), sino que además, uno de ellos (el de la fotografía inferior publicada por dichos autores) ni siquiera pertenece a la especie *Gallotia simonyi.* Se trata, sin duda, de un ejemplar — de gran talla — de la especie *Galloti galloti.* En la tabla 3 se comparan algunos datos de aquellos autores con los nuestros. Segun los datos de estos autores, los ejemplares eran muy similares, no sólo en tamaño sino en cuanto al resto de caracteres. Nosotros hemos encontrado grandes diferencias. El ejemplar número 1 es claramente un *G. galloti*, pero eso sí muy grande. Este tamaño considerable no es demasiado sorprendente, si tenemos en cuenta que varios de los ejemplares colectados por nosotros en el Roque de Fuera de Anaga sobrepasan los 30 cm de longitud total, llegando incluso a 39,7 cm, y uno de ellos mide 145 mm de longitud hocico-cloaca. El peso de los machos puede ser superior a 107 g. Al mismo tiempo, hemos observado ejemplares incluso mayores a los colectados.

Por otra parte, en el Roque de Garachico las tallas de los machos son similares a los del de Anaga. Uno de nuestros ejemplares — con cola regenerada — alcanzó una longitud total de 37,7 cm y 142 mm de longitud hocico-cloaca.

Esta tendencia de los lagartos a alcanzar grandes proporciones en los pequeños islotes, también se manisfestó en la población de *G. simonyi* que habitó el menor de los Roques de Salmor, en comparación con los que hoy habitan en la Isla de El Hierro (A. Machado, com. pers.).

Así pues, es muy probable que una gran parte de las referencias a lagartos muy grandes en los Roques de Anaga esten relacionados con *G. galloti.* No obstante, uno de los lagartos capturados por Bravo (1953) pertenece a la especie *G. simonyi*, aunque desconocemos a que subespecie pertenece o si incluso se trata de una diferente. Hay que indicar aquí que podrían existir dudas en cuanto a la procedencia de los lagartos del Instituto, puesto que no están etiquetados y han transcurridos 50 años desde su captura. Sin embargo, nos inclinamos a creer que, en efecto, los ejemplares provienen del roque en base al gran tamaño alcanzado por el ejemplar número 1 (*G. galloti*). Difícilmente, podrían encontrarse lagartos tan grandes en otros lugares.

En ninguna de nuestras visitas al Roque de Fuera de Anaga observamos ningún ejemplar que pudiera ser identificado como *G. simonyi*, ni tampoco vestigios tales como excrementos o huesos. Sin embargo, no descartamos la posibilidad de que aún sobrevivan algunos individuos. La gran cantidad de rocas y grietas donde estos lagartos podrían refugiarse es enorme, y además es lógico suponer que sean bastante recelosos. Como dato curioso, merece la pena señalar que los excrementos de *G. galloti* son difíciles de observar, a pesar de que el roque alberga una nutrida población. Normalmente, la presencia de los lagartos se detecta más por el ruido de sus movimientos que por la visión de los mismos.

La última referencia de un lagarto muy grande en este roque, parece ser la de un pardelero (aproximadamente hace 16 años), que al regresar a donde había dejado varias pardelas, previamente capturadas observó junto a ellas un lagarto enorme (unos 80 cm). La visión del mismo le infundió tanto temor que abandonó el roque sin recoger las aves.

Entre las posibles causas de la tendencia al gigantismo de los lagartos en estos roques de Tenerife y el de Salmor en Hierro, podríamos argumentar las siguientes:

— ausencia de depredadores,

— la situación de los roques en la costa norte que condiciona una disminución del período de insolación, y por tanto una reducción de la actividad de los lagartos,

— el alimento suele ser escaso y estar disponible durante un período de tiempo limitado.

Tabla 3. Comparación entre algunos de los datos de Baez & Bravo (1983) y los nuestros (Martín) tomados en los dos lagartos capturados en el Roque de Fuera de Anaga en 1935, y aún conservados en el Instituto de La Laguna. El ejemplar n° 1 corresponde a un *Gallotia galloti* de gran tamaño.
A = longitud total; B = longitud hocico-cloaca; C = series longitudinales de escamas ventrales; D = escamas del collar; E = poros femorales; F = longitud cabeza; G = ancho cabeza.

		A	B	C	D	E	F	G
Baez & Bravo	♂1	—	141	16	13	30—29	39	—
	♂2	—	144	16	11	30—31	40	—
Martín	N°1	400	145	12	11	31—31	39,1	29,3
	N°2	584	237	18	13	—	52	43,6

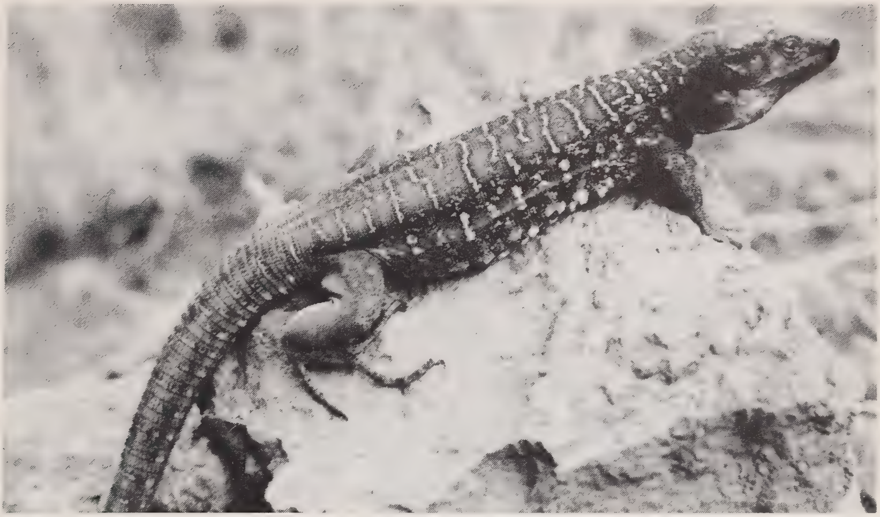


Fig. 2: Macho de *G. g. eisentrauti* en el Roque de Garachico. Se aprecia el característico diseño dorsal.

Con respecto al primer objetivo de nuestro trabajo, en la tabla 4 se comparan algunas medidas y características de la folidosis de los lagartos de los roques y aquellos dados por Bischoff (1982) para las subespecies *G. g. galloti* y *G. g. eisentrauti.* En dicha tabla se observa claramente como los ejemplares (tanto machos como hembras) de los roques de Garachico y de Fuera de Anaga, son considerablemente mayores que los de Tenerife en cuanto a la longitud de la cabeza y a la longitud hocico-cloaca. Con toda probabilidad occure lo mismo en el Roque de Dentro de Anaga, ya que hemos observado ejemplares de talla considerable, pero sólo hemos podido capturar cuatro ejemplares de escaso tamaño. Los datos ofrecidos para este roque deben ser tomados con precaución dado lo reducido de la muestra.

Por otra parte, la relación entre el ancho y el largo de la cabeza es menor en los lagartos de los roques. El resto de los caracteres — salvo ligeras diferencias — concuerdan con los de la subespecie *eisentrauti.*

No obstante, y puesto que Bischoff (1982) señala la gran variabilidad en la folidosis de *G. galloti* y considera adecuadas las características de coloración y diseño para diferenciar a las distintas subespecies, creemos oportuno constatar los siguientes comentarios:

1) Los lagartos del Roque de Garachico y Roque de Dentro de Anaga son prácticamente indiferenciables de los de la subespecie *eisentrauti*, y los machos presentan la típica coloración dorsal con bandas transversales amarillo-verdosas (fig. 2). Las hembras también muestran dorsalmente bandas transversales claras, pero en ocasiones se pueden apreciar franjas longitudinales sobre todo en la región del cuello.

2) Los especímenes del Roque de Fuera de Anaga (tipo A' de Bings 1980),sobre todo los machos, son claramente diferenciables de aquellos de la subespecie *eisentrauti*. El franjeado transversal dorsal amarillo-verdoso, cuando existe, está limitado a la parte posterior del cuerpo y es muy poco notorio. En general, casi todo el cuerpo, tanto dorsal como ventralmente, es de color negro, pudiendo presentar los cachetes azul-violeta muy marcados o a veces ligeramente aparentes (fig. 3). En los flancos existen dos líneas de ocelos azules no muy grandes. Las hembras son similares a las de *eisentrauti* aunque de tonalidad más oscura.

En base a estas diferencias de coloración y al completo aislamiento de los lagartos del Roque de Fuera de Anaga, a continuación los describimos como una nueva subespecie.

Gallotia galloti insulanagae n. ssp.

Holotipo ZLU 194, ♂, leg. A. Martín, 3. X. 1984 (fig. 4).

Terra typica: Roque de Fuera de Anaga, Tenerife.

Paratipos: 14 ejemplares (todos del Roque de Fuera de Anaga); ZLU 155—58, ZFMK 43623 (10. III. 1983), ZLU 177—78 (4. IX. 1984), ZLU 195—96, ZFMK 43624 (3. X. 1984) leg. A. Martín; MCNSC 12—15 (10. V. 1984) leg. Delgado.

Descripción del holotipo: peso = 107 g, longitud total = 338 mm, longitud hocico-cloaca = 145 mm, longitud de la cabeza = 36,7 mm, ancho de la cabeza = 27,5 mm. Escamas dorsales en número de 94. 31 series longitudinales de ventrales. 31/29 poros femorales. 13 escamas en el collar. 54 escamas gulares contadas en línea recta entre la unión de las submaxilares y el collar. 37 laminillas subdigitales en el cuarto dedo. 145 escamas en la región temporal.

Cabeza completamente negra con cachetes ligeramente azul claro. Escamas ventrales y patas anteriores negras. Dorso negro, tornándose gradualmente a marrón oscuro en la mitad del cuerpo. Cola y patas posteriores marrón oscuro. Bandas dorsales transversales muy pálidas desde la mitad del cuerpo hasta el inicio de la cola. Una línea de ocelos azules en los flancos, disminuyendo en tamaño e intensidad desde las patas anteriores hacia las posteriores. Dos líneas de ocelos azules más pequeños entre las escamas ventrales y las de los flancos.

Diagnosis: Es la subespecie más grande de *G. galloti* (tabla 4). Los machos se diferencian de los de *eisentrauti* (la más similar) por ser más melánicos y presentar bandas transversales dorsales poco notorias, y normalmente restringidas a la parte posterior del cuerpo. Las hembras son de coloración similar a las de *eisentrauti*, aunque algo más oscuras. Pueden presentar ocelos azules pálidos en los flancos.

Variabilidad de los paratipos: Las medidas y caracteres de folidosis aparecen en la tabla 4. En los machos la mancha azul de los cachetes puede ser más conspícua que en el holotipo. A veces las escamas ventrales no son negras en su totalidad, sino en la parte anterior y entonces el resto es de color gris-azulado. El ejemplar ZLU 177 presentaba bandas transversales dorsales amarillo-

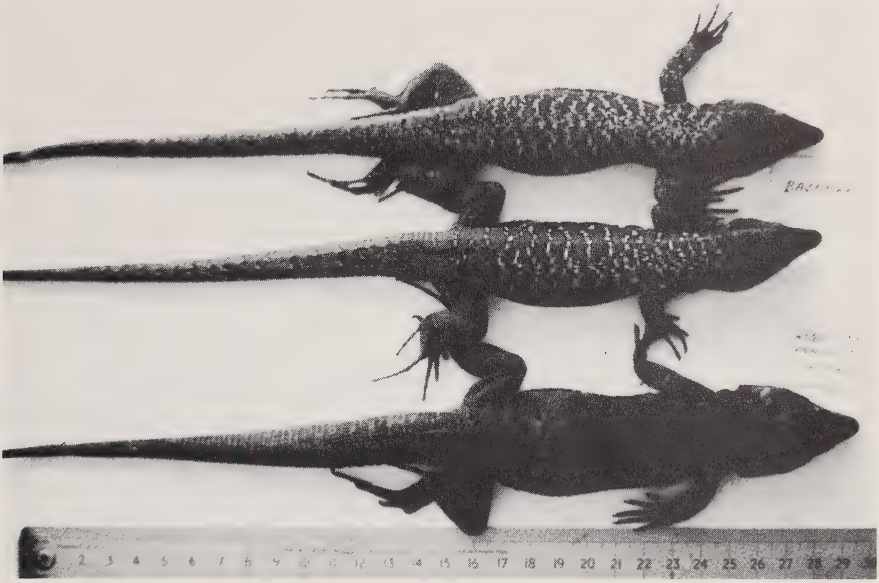


Fig. 3: Comparación entre dos ejemplares de *G. g. eisentrauti* de Bajamar (arriba) y un especimen de *G. g. insulanagae* del Roque de Fuera de Anaga.

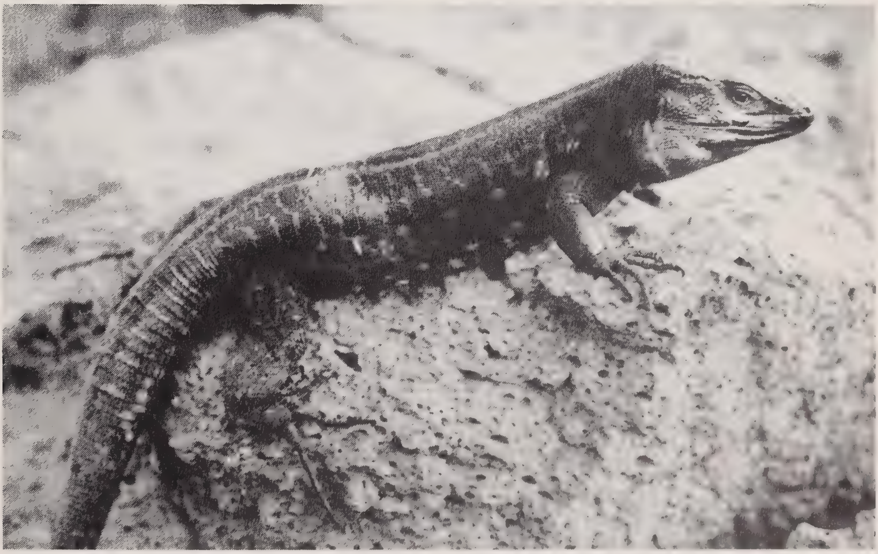


Fig. 4: Holotipo de *G. g. insulanagae* del Roque de Fuera de Anaga.

Tabla 4. Medidas y características de la folidosis de los lagartos de los roques y de las subespecies de la Isla de Tenerife. Los datos de *galloti* y *eisentrauti* tomados de Bischoff (1982).

		Tenerife							
		galloti				*eisentrauti*			
		n	Min.	$\bar{x}$	Máx.	n	Min.	$\bar{x}$	Máx.
Long. cabeza	♂	19	20,4	27,9	32,5	19	27,5	31,5	34,1
	♀	19	17,5	21,3	26,8	23	19,5	23,1	26,6
Longitud Hocico-cloaca	♂	19	82,7	107,8	122,9	19	107,3	120,0	135,0
	♀	19	73,5	90,5	115,0	23	76,5	97,5	112,1
Cabeza $\frac{\text{Long.}}{\text{Ancho}}$	♂	9	1,4	1,5	1,5	9	1,5	1,6	1,7
Dorsales		10	72,0	86,8	93,0	9	86,0	93,4	101,0
Ventrales Long.		10	12,0	13,2	14,0	9	12,0	13,6	14,0
Trans.		10	27,0	29,3	30,0	9	28,0	29,3	31,0
Lám subdigitales		19	33,0	35,9	39,0	19	35,0	37,4	40,0
Preanales		10	4	5,5	7 0	10	5	6,3	9
Collar		10	10	12,1	14	10	12	13,4	15
Poros femorales		20	21	24,8	28	20	26	28,3	32
Gulares		10	37	43,5	49	9	46	48,3	50
Temporales		19	60	92,2	124	18	97	126,2	156

verdosas en la parte anterior del cuerpo, pero muchísimo menos marcadas que en *eisentrauti.* En algunas hembras se puede apreciar un inicio de franjas longitudinales en la región lateral del cuello.

Addenda

Después de que el manuscrito sobre los lagartos de los Roques de Tenerife fuese terminado, el biólogo A. Machado visitó la colección del Instituto de La Laguna para estudiar los dos lagartos colectados en el Roque de Fuera de Anaga por el Dr. Bravo, y me envió unas fotografías de los mismos. Estos ejemplares eran los mismos que yo había estudiado con anterioridad, y sus medidas y folidosis coinciden perfectamente con los expuestos en la tabla 3.

Sin embargo, al comparar estas fotografías con las publicadas por Baez & Bravo (1983), se puso de manifiesto que uno de los lagartos estudiados por estos autores (el de la fotografía superior, página 343) no correspondía con ninguno de los observados por nosotros.

Durante algun tiempo se desconoció el paradero de este tercer ejemplar, hasta que por fin se nos comunicó había aparecido en la mencionada colección.

Un análisis de dicho lagarto permitió confirmar que también se trata de un *Gallotia galloti* de gran talla y no de un *G. simonyi.*

Garachico				Roque de Fuera de Anaga				Roque de Dentro de Anaga			
n	Min.	$\bar{x}$	Máx.	n	Min.	$\bar{x}$	Máx	n	Min.	$\bar{x}$	Máx.
7	33,4	34,8	36,8	5	31,5	34,7	37,4	1	—	27,3	—
5	23,4	24,3	24,9	10	19,9	25,7	34,6	3	21	21,7	22,5
7	129,7	136,4	142,0	5	112,0	131,2	145,0	1	—	110,0	—
5	105,0	106,9	109,0	10	89,3	109,0	133,2	3	93	98,2	102,0
7	1,23	1,35	1,48	5	1,26	1,36	1,47	1	—	1,5	—
12	92,0	96,6	103,0	11	89,0	93,8	102,0	4	90	96,2	102,0
13	12,0	12,5	14,0	11	12,0	12,7	14,0	4	12	12,0	12,0
13	29,0	30,3	32,0	11	29,0	30,7	32,0	4	30	30,7	32,0
13	35,0	36,2	37,0	11	35,0	36,7	40,0	4	35	36,5	37,0
13	5	6,9	9	11	5	6,3	7	4	5	5,5	6
13	9	11,3	13	11	11	13,3	15	4	10	11,2	12
13	25	27,5	29	11	27	29,9	33	4	27	28,0	29
12	45	48,0	50	15	45	49,3	53	4	44	47,0	49
11	90	113,5	155	15	103	126,5	149	4	96	115,0	135

A continuación indicamos los datos biométricos y folidosis de este ejemplar: Long. total: 39,5 mm, Long. hocico-cloaca = 12,9 mm, Long. cabeza = 38,5 mm, ancho cabeza = 26,6 mm, poros femorales = 31—30, lám. subdigitales = 36—37, collar = 13, escamas preanales = 6, series longitudinales ventrales = 12 (una con 13), series transversales ventrales = 32.

Así pues, queda bien claro que los dos lagartos identificados por Baez & Bravo (op. cit.) como *G. simonyi* no pertenecen a dicha especie, sino a *G. galloti*, la cual como se aprecia en la tabla 4, alcanza un tamaño considerable en el Roque de Fuera de Anaga y son descritos como *G. g. insulanagae.*

Por lo tanto, de momento no existe ninguna prueba fehaciente de la presencia de *G. simonyi* o *Lacerta goliath* en los Roques de Anaga.

Una nueva incógnita se plantea con respecto a la procedencia del especimen de *G. simonyi* en la colección del mencionado Instituto (nuestro ejemplar N° 2 en la tabla 3), ya que tampoco está etiquetado. ¿Proviene de la Isla de El Hierro o ha sido colectado en Tenerife?

Agradecimientos. A D. Juan Manuel Aguiar por habernos permitido acceder a la colección del Instituto Cabrera Pinto de La Laguna. A E. Hernández y G. Delgado por su ayuda en la recolección del material estudiado. A A. Machado por sus comentarios para mejorar el manuscrito.

Summary

Observations were made on lizards of the Roque de Garachico, Roque de Dentro and Roque de Fuera de Anaga, during which 32 specimens of *Gallotia galloti* have been collected and studied. The author doubts the existence of large lizards (*Gallotia simonyi*), cited by Baez & Bravo (1983) from the Roque de Fuera de Anaga on the basis of two specimens in the collection of the "Instituto de La Laguna". Finally, a new subspecies (*G. g. insulanagae*) from the Roque de Fuera de Anaga is described, characterized by large size, a tendency towards melanism and by the lack of the dorsal design typical for *G. g. eisentrauti.*

Zusammenfassung

Beobachtungen wurden an Eidechsen der Felsen Roque de Garachico, Roque de Dentro und Roque de Fuera de Anaga durchgeführt; dabei wurden 32 Exemplare von *Gallotia galloti* gesammelt und studiert. Das von Baez & Bravo (1983) angegebene und auf zwei Exemplare in der Sammlung des "Instituto de La Laguna" begründete Vorkommen großer Eidechsen (*Gallotia simonyi*) auf dem Roque de Fuera de Anaga wird in Zweifel gezogen. Schließlich wird eine neue Unterart (*G. g. insulanagae*) vom Roque de Fuera de Anaga beschrieben, die durch besondere Größe, Tendenz zum Melanismus und das Fehlen der für *G. g. eisentrauti* charakteristischen Dorsalzeichnung gekennzeichnet ist.

Bibliografía

Baez, M. & T. Bravo (1983): Sobre la presencia de *Gallotia simonyi* (Reptilia, Lacertidae) en el Roque de Fuera (Tenerife). — Vieraea 12 (1982): 339—348.
Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16 (4): 203—214.
Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.
Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. 14 (8): 67—78.
Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp. de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las Islas Canarias. — Est. geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada 9: 7—34.
— (1954): Geografía general de las Islas Canarias. — vol. I, 410 pp. — Goya ediciones, Santa Cruz de Tenerife.
Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — In G. Kunkel ed.: Biogeography and ecology in the Canary Islands, 433—456. — W. Junk, The Hague.
Mertens, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp. eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25: 330—339.
Ossuna y van den-Heede, M. (1898): Noticias sobre la flora y la fauna de Anaga. — Actas Soc. Esp. Hist. nat. (1897): 1—13.
Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der Kanarischen Inseln. — Ann. K. naturhist. Hofmus. Wien 6: 287—306.

Aurelio Martín Hidalgo, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 529—532	Bonn, Oktober 1985

Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti*

by

R.S. Thorpe

Introduction

Although two subspecies of *galloti* have recently been recognised, *eisentrauti* in northern Tenerife (Bischoff 1982) and *insulanagae* on the Rogue de Fuera de Anaga off the north western coast of Tenerife (Martín 1985), the divergence of the populations on the main islands has long been recognised in the nomenclature (Boettger & Müller 1914). The nominate form, *G. galloti galloti* is found in south and central Tenerife, *G. galloti palma* is found on La Palma, *G. galloti gomerae* is found on Gomera and *G. galloti caesaris* is found on Hierro.

Whilst the divergence between populations of *G. galloti* has long been recognised there has been no attempt to quantify their interrelationships.

Materials and Methods

Five samples were taken from single localities representing the islands and subspecies (Fig. 1), i.e. north east Tenerife, south Tenerife, Gomera, La Palma and Hierro. The popu-

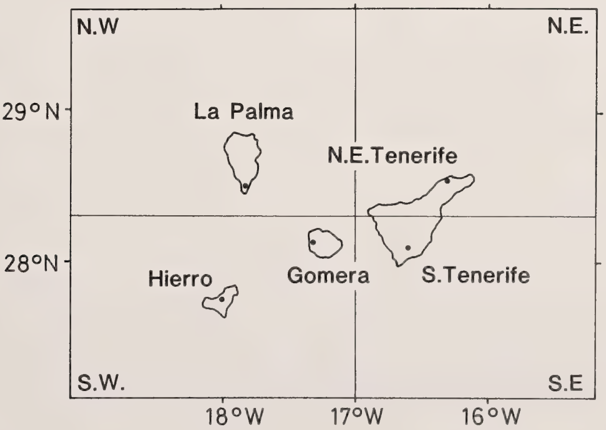


Fig. 1. Map of sample localities (solid circles) with north eastern (NE), south eastern (SE), north western (NW) and south western (SW) regions indicated.

lations from the various minor islets are not considered here. Separate canonical analyses were run on 28 quantitative scalation characters and 28 adjusted body proportions (Thorpe et al. 1985) using male samples whilst a principal coordinate analysis was run on the means of 11 colour pattern characters recorded from sexually active males as determined by testis size. The relative similarity of the populations as indicated by the ordination analyses are figured in three dimensional plots. In an attempt to help visualize the geographic relationships of the populations the ordination diagrams are divided into geographic sectors as in Fig. 1, i.e. north/south and east/west. The Tenerife populations are eastern whilst La Palma, Gomera and Hierro are western. La Palma and north Tenerife are northern whilst Gomera, Hierro and south Tenerife are southern.

Results and Conclusions

The canonical analyses of body proportions (Fig. 2) and scalation (Fig. 3) together with the principal coordinate analysis of colour patterns (Fig. 4) all have several features in common. Each population tends to be quite divergent from the others and with the exception of Gomera/Hierro body proportions all the D^2 values between populations are statistically significant. The five populations are not consistently split into tight clusters.

However there is a subtle relationship between geographic position and relative similarity of the populations. The phenetic differentiation is commensurate with the geographic position of the population insofar as each ordination diagram can be divided by latitude and longitude into the following regions: north western (La Palma), north eastern (north east Tenerife), south western (Hierro and Gomera) and south eastern (south Tenerife).

Fig.2

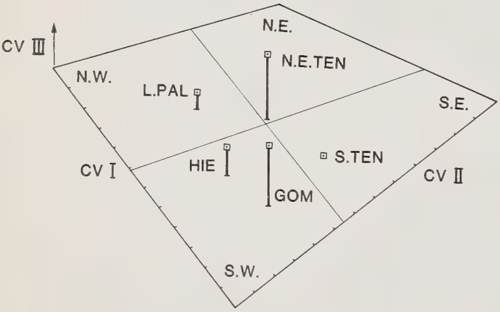


Fig.3

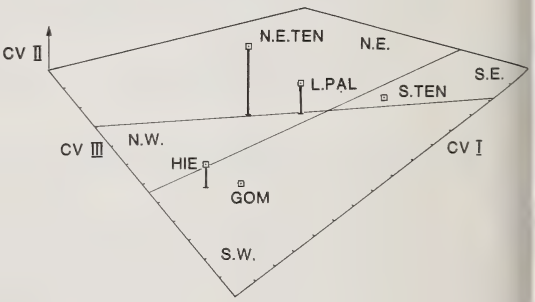


Fig. 2. Three dimensional plot of canonical analysis of male body proportions. The canonical axes (expressing 96% of the variation) are marked in units of within-group standard deviation. N.E. TEN = north-east Tenerife, S. TEN = south Tenerife, GOM = Gomera, HIE = Hierro, L. PAL = La Palma. The geographic origin of the populations are indicated, i.e. north eastern (NE), south eastern (SE), north western (NW) and south western (SW).

Fig. 3. Three dimensional plot of canonical analysis of male scalation. The three canonical axes express 97% of the variation. Symbols as for Fig. 2.

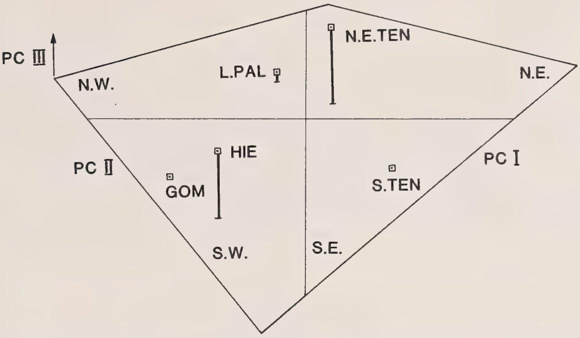


Fig. 4. Three dimensional plot of principal coordinate analysis of male colour pattern. The three principal coordinates express 94% of the variation. Symbols as for Fig. 2.

Discussion

These phenetic analyses summarize the relative similarity between populations. The different character systems gives rather similar patterns and so the broad picture of relative similarity is presumably fairly reliable.

As a rule the results from thorough multivariate studies directly contradict the pattern of differentiation implied by conventional subspecies (Thorpe 1980, 1984b, c; Gardner 1984). Whilst these analyses can only be considered preliminary they do not obviously contradict the conventional nomenclature. In particular, the analyses consistently show that the differences between *galloti* (south Tenerife) and *eisentrauti* (north-east Tenerife) are often greater than the difference between the other subspecies. However, this paper does not address the problem of the nature of geographic variation within Tenerife which is critical to whether the subspecies should be used. If the geographic variation within Tenerife is a smooth cline there is little point in arbitrarily sectioning it into subspecies (Thorpe 1980, 1984b) but if there are distinct racial categories then the use of trinomials can possibly be justified. Preliminary studies (Baez & Thorpe 1985) suggest that, at least in scalation, the geographic variation within Tenerife is clinal rather than categorical.

Whilst the pattern of relative similarity can, in some circumstances, allow one to indirectly deduce the cause of the geographic variation (Thorpe 1979) in this case one needs to extend the analyses to include numerical phylogenetics (Thorpe 1984a).

Acknowledgements. I would like to thank Kenneth Watt and Siobhan Beck for recording data and Marcos Baez and Antonio Machado for their extensive help. I would also like to thank Dr. Bramwell (Jardin Botanico Viera y Clavijo, Gran Canaria 1983) and Dr. Ibañez (La Laguna, Tenerife 1984) for the invitations to visit their institutions and for their help. These two visits were funded by the Royal Society and the Consejo Superior de Investigaciones. I would like to thank the staff of ICONA (Canary Islands and Madrid) for processing the necessary permits.

Resumen

La semejanza relativa de poblaciones que representan las cinco subspecies corrientes de *G. galloti* (Tenerife noreste, Tenerife sur, Gomera, La Palma, y Hierro) se investigan empleando distintos análisis cañonicos de 28 caracteres de las escamas y 28 dimensiones corpóreas y también el método de las coordenadas principales con 11 caracteres de configuración de colores. Existe una relación sutil entre la semejanza relativa y la situación geográfica de las islas que es bastante constante entre los tres tipos de caracteres. La muestra de una sola localidad que representa al recientemente identificado *G. galloti eisentrauti* parece ser tan divergente como la población que representa a muchas otras subespecies.

Zusammenfassung

Die Ähnlichkeit zwischen Populationen aus fünf Unterarten von *Gallotia galloti* (NO-Teneriffa, S-Teneriffa, Gomera, La Palma, Hierro) wurde mit multivariaten Methoden untersucht. 28 Merkmale der Beschuppung und 28 Körperproportionen wurden einer schrittweisen Kanonischen Analyse, 11 Färbungsmerkmale einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen. Für alle drei Merkmalskomplexe zeigt sich eine subtile Beziehung zwischen relativer Ähnlichkeit und der geographischen Lage der Populationen. Eine untersuchte Stichprobe von *G. galloti eisentrauti* unterscheidet sich in ihren Merkmalen von *G. galloti galloti* ebenso stark wie von anderen Subspecies der Art.

Literature

Baez, M. & R.S. Thorpe (1985): Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 513—515.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron 1939) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some Canarian lizards — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 14: 67—78.

Gardner, A.S. (1984): The evolutionary ecology and population systematicals of day geckos (*Phelsuma*) in the Seychelles. — Univ. Aberdeen Ph.D. Thesis.

Martín, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 517—528.

Thorpe, R.S. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake *N. natrix* (L.). — Proc. R. Soc. Edin. 78B: 1—62.

— (1980): Microevolution and taxonomy of European reptiles with particular reference to the grass snake *Natrix natrix* and the wall lizards *Podarcis sicula* and *P. melisellensis*. — Biol. J. Linn. Soc. 14: 215—233.

— (1984a): Primary and secondary transition zones in speciation and population differentiation: A phylogenetic analysis of range expansion. — Evolution 38 (2): 233—243.

— (1984b): Geographic variation in the western grass snake (*Natrix natrix helvetica*) in relation to hypothesized phylogeny and conventional subspecies. — J. Zool. Lond. 203: 345—355.

— (1984c): Multivariate patterns of geographic variation between the island and mainland populations of the eastern grass snake (*Natrix natrix natrix*). — J. Zool. Lond. 204: 551—561.

— , K. Watt & M. Baez (1985): Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*. — Bonn. zool. Beitr. 577—584.

R.S. Thorpe, Department of Zoology, University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB9 2TN, Scotland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 533—539	Bonn, Oktober 1985

Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti*

by

R.S. Thorpe

Introduction

Broadly speaking one can divide the factors causing geographic variation into two categories. One set of factors, which can be referred to as 'current ecology', include natural selection for current physical and biotic conditions and current gene flow between populations. An example of this would be the temperature related differentiation of the house sparrow which has been recently introduced to North America (Johnston & Selander 1971). The other set of factors can be referred to as 'historical' factors as 'phylogenesis' and is exemplified by the east-west differentiation of the grass snake *Natrix natrix* (Thorpe 1979, 1984a). In this species complex the eastern and western forms are thought to have differentiated in S.E. and S.W. Pleistocene refugia and met along a secondary contact zone in central Europe. Consequently, the differentiation across the zone is a consequence of the phylogenesis in the species (historical events) and not directly due to a change in current physical biotic conditions across the zone.

Previous work (Thorpe 1984a) has indicated that the shape of numerical cladograms may be useful in helping indicate the causative factors. If extent of divergence is wholly or partly related to time of divergence then the cladogram should be the shape of an ordinary tree, i.e. early branches should be longer than recent branches. If this shape occurs then the causative factor is likely to be phylogenesis as there is no reason for ecological factors to create this pattern. On the other hand if there is no such relationship between length of branches and 'time of derivation' (Thorpe 1984a) then either phylogenesis or current ecology could have caused the differentiation. In order to clarify what hypothesized causes of the geographic variation in *G. galloti* (Thorpe, 1985a) are feasible the populations were subjected to a numerical phylogenetic analysis.

The main western islands inhabited by *G. galloti* are all fairly widely separated by stretches of deep water. The sea level changes during the Pleistocene were of insufficient magnitude to join them in this period. Moreover, rises in sea level during the Pleistocene were also of insufficient magnitude to submerge any of the major islands or split them into separate islands. For example, Bischoff

(1982) suggests that it is possible that north-east Tenerife was separated from the rest by a change in relative sea level because the land joining N.E. Tenerife to the rest of the island is only 1800 ft. above sea level. There is, however, no evidence that a relative rise in sea level of this magnitude has taken place recently (i.e. Pleistocene).

Bischoff (1982) also points out that La Palma and Hierro are the youngest islands at 2 million years old (Mitchell-Thome 1976) and therefore assumes that the species arose in Tenerife and have racially differentiated due to vicariance etc. in the 15+ million since the oldest part of the Canaries were formed. However, Bischoff tends to argue for certain geological events because of the pattern of divergence within *galloti* rather than the other way around. For example, he argues that Anaga (east) and Teno (west) were joined by the eruption of Teide because of the racial differentiation of *galloti* within Tenerife. Apart from the fact that this argument seems to be the wrong way around it ignores the fact that differentiation can be due to primary differentiation in situ (Endler 1977; Thorpe 1984a) and the fact that this possible event may have caused east-west differentiation on Tenerife but not the north-south pattern that is actually observed (Bischoff 1982; Baez & Thorpe 1985).

Since there is no published evidence to indicate that the different races of *galloti* have existed for many millions of years it is reasonable, as a starting point, to consider that *galloti* underwent the major differentiation into races with most of the main western Canary Islands largely as they are today. The two million years since the formation of the youngest islands is more than ample time for geographic variation to develop. Indeed Stanley's (1979) discussion of Kurten's (1968) research on European mammals indicates that 15 genera evolved in the Pleistocene (1.8 million years). Moreover, the major pattern of east-west racial differentiation and speciation due to ice age events in Europe could have taken place in much less time i.e. in units of 10,000's of years (Thorpe 1979) and research on birds introduced to the new world by man shows that geographic variation can develop in just a hundred years (Johnston & Selander 1971; Baker & Mooed 1979). Consequently, it is reasonable to start with the working hypothesis that racial differentiation in *gallotia* has taken place over the last tens or hundreds of thousands of years with the main western islands largely as they are today.

Materials and Methods

A single locality sample was taken from each of the main islands; Hierro, Gomera and La Palma and two from Tenerife, i.e. south Tenerife or north east Tenerife as in Thorpe (1985a). Twenty-four adjusted body proportions (Thorpe et al. 1985) and 23 scalation characters were recorded from males and the sample means computed. As an expedient for this preliminary study the means were range coded (Thorpe 1984b) and a Wagner tree computed from the population x character matrix. All twelve sampled populations from three species studied (Thorpe et al. 1985) were used so that an out-group root for *galloti* could be found.

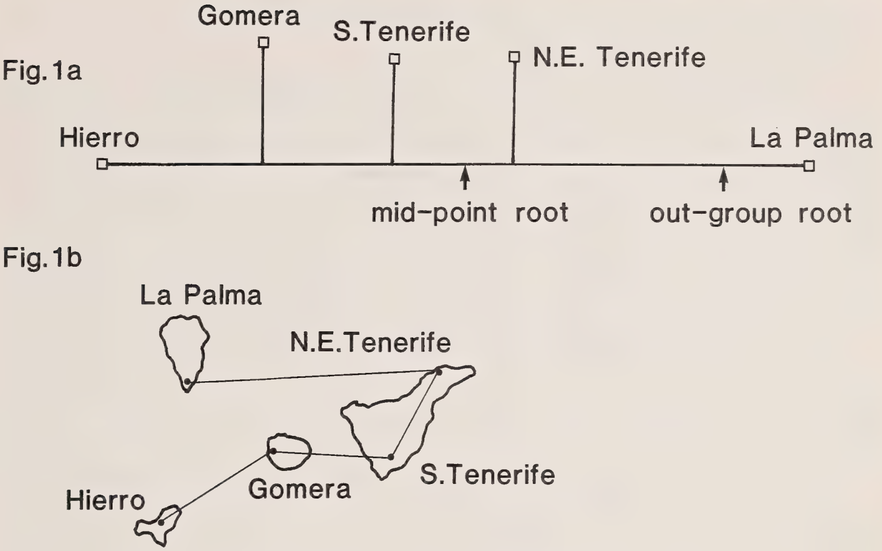


Fig. 1a: Unrooted Wagner tree. Fig. 1b: Line joining localities (solid circles) is the selection gradient implied by a "current selection" interpretation of the unrooted tree of Fig. 1a.

Alternative hypotheses

(1) 'Current ecology' — Irrespective of whether the *galloti* tree is rooted by the outgroup (Fig. 1a) or the mid-point then there is no link between extent of divergence and 'time' of divergence, i.e. the branches nearer the root are not longer. Consequently, one cannot reject the hypothesis that the pattern of geographic variation is primarily due to selection for current ecological conditions. That is, a selection gradient between the two extreme populations, i.e. Hierro and La Palma, could exist that results in the pattern of geographic variation and explains the linkage of the samples on the tree in the order Hierro — Gomera — S. Tenerife — N.E. Tenerife — La Palma. Gene flow is unlikely to be important in the pattern of inter-island affinities as the islands are all widely separated so rafting between islands could not be sufficient to be of any significant magnitude. Moreover, the sea between current main islands is far too deep for the islands to be have been joined to allow recent gene flow between islands.

(2) 'Phylogenesis' — The pattern of anagenesis in the cladogram could also reflect phylogenetic relationships. Since all the main islands occupied by *galloti* have been separated for a very substantial period of time the phylogenetic interpretation of the differentiation between islands is considered (in this first instance) to be on the basis of dispersal (presumably by rafting) rather than vicariance. The interpretation of the differentiation within Tenerife is more complicated but it can be possible for numerical phylogenetic analyses to differen-

tiate between primary and secondary contact zones (as could exist between *G. g. galloti* and *G. g. eisentrauti*).

If the situation is simplified to the case of inter-island dispersal then it is possible to hypothesize a node (branching point) on the tree as an ancestral populations in a specified locality. The locality of the ancestral (nodal) populations can be hypothesized as being in the same geographic locality as the anagenically nearest actual population. This assumes that a 'stay at home' population diverges at a relatively constant rate that is lower (perhaps much lower) than the initial rate in a population that has just colonized an island. In the latter case the initially greater rate of divergence would be expected from the founder effect and the foreign selection regime of the newly colonized island.

If the out-group root is used then the nodes can be hypothesized as ancestral populations as in Fig. 2a. This indicates an origin in La Palma, and a dispersal pattern of La Palma → N.E. Tenerife → S.E. Tenerife → Gomera → Hierro (Fig. 2b).

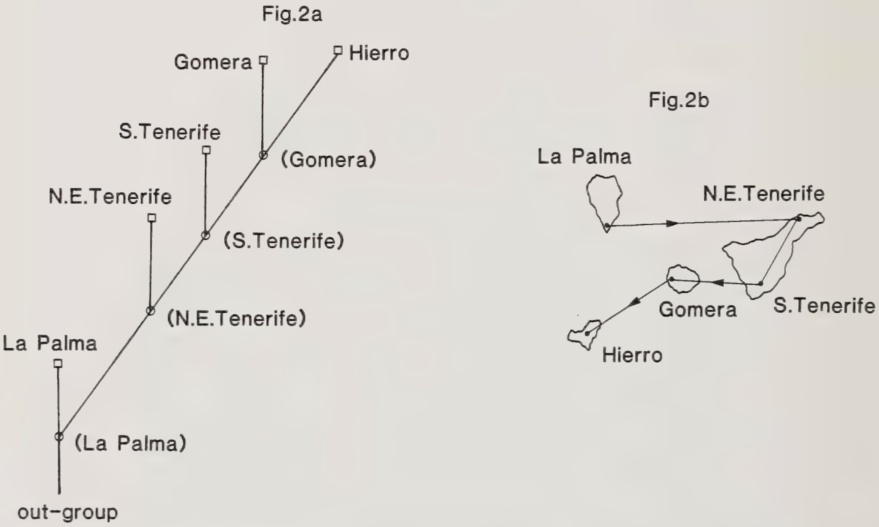


Fig. 2a: Out-group rooted tree. Taxa indicated by squares and the locality of the hypothesized ancestral populations (circles) given in brackets. Fig. 2b: Direction of dispersal hypothesized by a phylogenetic interpretation of the out-group rooted tree.

If the mid-point root is used then the nodes can be hypothesized as ancestral populations as in Fig. 3a. This (Fig. 3b) indicates the same pattern of interconnection between islands as when the out-group root is used (Fig. 2b). However in this case the island of origin is Tenerife (N.E. Tenerife is only marginally closer to the root than S. Tenerife) with colonization of La Palma from N.E. Tenerife and colonization of Gomera from S. Tenerife and subsequent colonization of Hierro from Gomera.

The 'dispersal' interpretation of the phylogenetic tree does not indicate an outright secondary origin of the *G. eisentrauti* (N.E. Tenerife), *G. galloti* (S. Tenerife) contact within Tenerife as it possibly could have. That is, it is possible to envisage an origin in La Palma, colonization of N.E. Tenerife from La Palma, colonization of Hierro from La Palma, Gomera from Hierro and S. Tenerife from Gomera. This would lead to a secondary contact between *G. galloti galloti* and *G. galloti eisentrauti.* However, both hypothesized pathways (Fig. 2b, 3b) are consistent with a primary origin of this zone *in situ.* It would be unwise to preclude a secondary origin from this zone within Tenerife on the basis of the preliminary analysis particularly since one can envisage a temporary vicariance of northern and southern populations within Tenerife (resulting in a secondary contact) that would be consistent with the colonization sequence of Figs. 2b and 3b.

The pattern of dispersal indicated by the out-group root (Fig. 2b) conforms to the past and current distribution of the species, *G. simonyi. Gallotia simonyi* has a relict distribution which may typify a late stage in the taxon cycle (Wilson 1961) where an early species has differentiated but has been out-competed by newer species and has consequently become extinct over much of its former range. In the west, *G. simonyi* has a small relict population on one cliff in Hierro and was until recently found on the small islets off Hierro and Tenerife (Baez & Bravo 1983). However, fossil evidence indicates that it previously had a wider western distribution across Hierro, Gomera and Tenerife (but not La Palma). The absence of *G. simonyi* on La Palma would allow its colonization by a population that evolved into *G. galloti* as suggested by the La Palma origin in Fig. 2a. The subsequent expansion of *G. galloti* out of La Palma into Tenerife, Gomera and lastly Hierro is consistent with the extinction of *G. simonyi* on the first two of these islands (i.e. Tenerife and Gomera) and the decline, stopping just short of extinction, on the last island to be colonized, i.e. Hierro. Man's

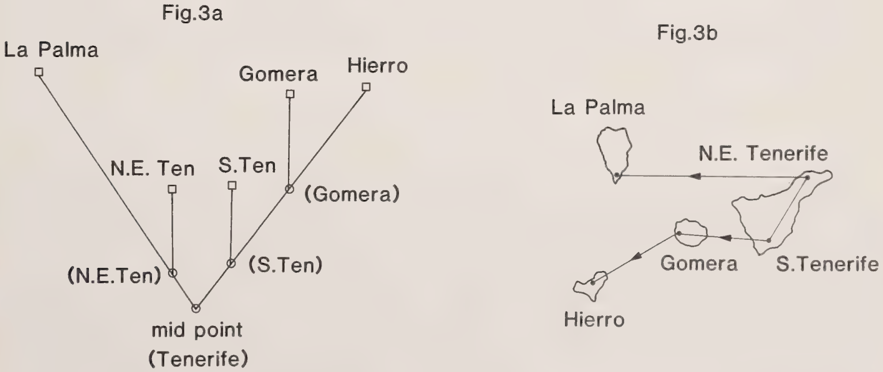


Fig. 3a: Mid-point rooted tree. Symbols as Fig. 2a. Fig. 3b: Direction of dispersal hypothesized by a phylogenetic interpretation of the mid-point rooted tree.

influence may have accelerated the decline of *simonyi* and this is discussed in Thorpe et al. (1985).

It should be noted that a decision between the alternative hypotheses requires a fuller analysis of the character changes between the populations. A wider range of characters need to be investigated including colour pattern characters. Also, the recoding and selection of characters used in the construction of a Wagner tree need to take into account the different evolutionary rates in the characters (1984b). When this is done the 'anagenic' rates, upon which the decision depends, may be more reliable. Moreover, if evidence is produced that the races of *galloti* are atypically old (2—15 million years) then the geological changes in the western Canaries will have to be taken into account.

Acknowledgements. I would like to thank Kenneth Watt for data recording and Marcos Baez and Antonio Machado for their considerable help. The Royal Society (London) and Consejo Superior de Investigaciones (Madrid) funded research visits to Jardin Botanico 'Viera y Clavijo', Gran Canaria (1983) and the Department of Zoology, University of La Laguna (1984). I would like to thank Dr. Bramwell for his help and invitation to visit the former institution and Dr. Ibañez for his help and invitation to visit the latter institution. I thank the staff of ICONA (Madrid and Canaries) who enabled this research to take place by processing the necessary permits.

Zusammenfassung

Fünf Populationen von *Gallotia galloti* (N-Teneriffa, S-Teneriffa, Gomera, La Palma, Hierro) wurden in einem numerischen Kladogramm zusammengefaßt, das auf 23 Schuppenmerkmalen und 24 angepaßten Körperproportionen basiert. Die Hypothese, daß ein Selektionsgradient von La Palma über N-Teneriffa, S-Teneriffa, Gomera, Hierro verantwortlich für das Muster der geographischen Variationen sei, konnte auf der Basis der Anagenesemuster nicht widerlegt werden. Die Hypothese einer Beziehung zwischen geographischer Variation und historischen Dispersionsvorgängen (Phylogenese) ist ebenfalls brauchbar. Wenn die Verzweigungspunkte des Kladogramms als Populationen spezifischer geographischer Lokalitäten genommen werden, dann verbindet das Ausbreitungsmuster die Populationen in folgender Sequenz: La Palma — S-Tenerife — N-Tenerife — Gomera — Hierro. Der Verzweigungspunkt im innerartlichen Vergleich weist auf Teneriffa als Ausbreitungszentrum, während der Verzweigungspunkt im out-group-Vergleich auf La Palma weist.

Resumen

Cinco poblaciones, (de Tenerife norte, Tenerife sur, Gomera, La Palma, y Hierro) se unieron en un cladograma numérico basado en 23 caracteres de las escamas junto con 24 dimensiones corpóreas corregidas. La hipótesis de que una gradiente de selección de La Palma-Tenerife norte-Tenerife sur-Gomera-Hierro sea responsable del cuadro de variación geográfica no podía rechazarse en base al cuadro de anagénesis. La hipótesis de que el cuadro de variación geográfica se debe mayormente al pasado proceso de dispersión (filogénesis) es también posible. Cuando los nodos del cladograma reciben nombres de poblaciones en localidades geográficas específicas el cuadro de dispersión une las poblaciones en el orden siguiente, La Palma-Tenerife sur-Tenerife norte-Gomera-Hierro. La raíz central sugiere que el origen de la dispersión es de Tenerife mientras que la raíz "out-group" sugiere que el origen de la dispersión es de La Palma.

Literature

Baez, M. & R.S. Thorpe (1985): Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 513—515.

Baker, A.J. & A. Mooed (1979): Evolution in the introduced New Zealand populations of the common myna, *Acridotheres trictis* (Aves: Sturnidae). — Can. J. Zool. 57: 570—584.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron, 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Endler, J.A. (1977): Geographic variation, speciation and clines. — Princeton University Press. Princeton.

Johnston, R.F. & R.K. Selander (1971): Evolution in the house sparrow. II. Adaptive differentiation in North American populations. — Evolution 25: 1—28.

Kurten, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. — Chicago, Aldine.

Mitchell-Thome, R.C. (1976): Geology of the middle Atlantic islands. — Beitr. reg. Geol. Erde. 12: 1—382.

Stanley, S.M. (1979): Macroevolution, pattern and process. — W.H. Freeman & Co., San Francisco.

Thorpe, R.S. (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake *N. natrix* (L). — Proc. R. Soc. Edin. 78B: 1—62.

— (1984a): Primary and secondary transition zones in speciation and population differentiation: A phylogenetic analysis of range expansion. — Evolution 38 (2): 233—243.

— (1984b): Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. — Evolution 38 (2): 244—255.

— (1985): Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti.* Bonn. zool. Beitr. 36: 529—532.

— , K. Watt & M. Baez (1985): Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia.* Bonn. zool. Beitr. 577—584.

Wilson, E.O. (1961): The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. — Am. Nat. 95: 169—193.

R.S. Thorpe, Department of Zoology, University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB92TN, Scotland.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 541—552	Bonn, Oktober 1985

Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife

by

Miguel Molina Borja

Introduction

Defended areas or territories have been established in males of the Iguanidae, Agamidae, Scincidae, Teidae and Lacertidae (Fitch 1973, Mitchell 1973, Bustard 1970a, Parker 1972b, Boag 1973). However, in some cases the existence of reduced territoriality or, even, its absence has been reported (Lynn 1965, Whitford & Whitford 1975).

A great variety of spacing patterns has been found in different lacertid species. Thus, some specimens of certain species maintain areas that overlap with those of others and they do not exhibit, or at least in very few cases, a defense of the whole area (*Lacerta agilis*, Tertyshinikov 1970 and *L. viridis*, Spitz 1971). However, in other cases, the defense of certain specific places within the home area, such as those near shelters or in feeding locations, does exist (*L. agilis* and *Eremias arguta*, Tertyshinikov 1970). A third observation is that certain specific routes appear to be used during activity by male specimens, aggressive behaviour being observed when two males meet in route (*L. muralis*, Steward 1965).

Previous observations (Molina-Borja 1981 and unpublished data) have confirmed the existence of aggression phenomena between males of the Tenerife lizard (*Gallotia galloti*), both in the natural habitat and in captivity. However, little data has been gathered about the specific spacing pattern of this species and even less on the actual relationship between its observed behaviour and the space in which it is expressed.

Still less information is found in the literature about the temporal aspects of lizard behaviour. More commonly, data are about circadian activity rhythms in lacertids (Hoffmann 1957, 1959, Seva & Escarre 1980, Alvarez et al. 1983) and iguanids (Underwood 1970, 1973, 1975, 1977), but virtually nothing is found on the daily evolution of different behaviour patterns (Saint-Girons 1971). More recently, Regal & Connolly (1980) have published some new data on the existence of "temporal territories" in some captive *Tupinambis* specimens.

Therefore, a behavioural study of *G. galloti* was initiated in order to gain some insight into these and other aspects. The preliminary findings about the spatial and temporal behavioural patterns of this lizard are presented here.

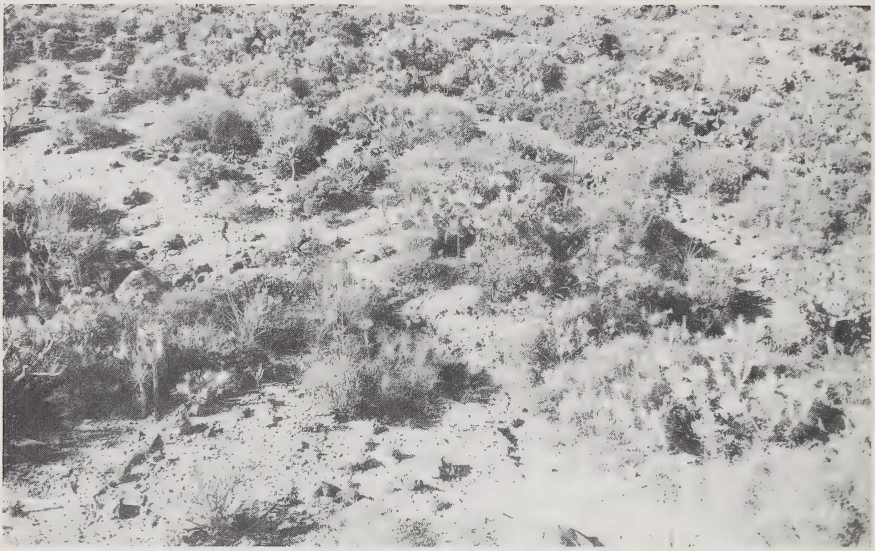


Fig. 1. — General view of the study zone.

Material and Methods

Lizard behaviour was studied in a natural population of El Rayo, a locality near the shore of the town of Buenavista (Northwest of Tenerife island) (Fig. 1). Specimens referable to *G. galloti galloti* and *G. galloti eisentrauti* (Bischoff 1982) were both present in the zone.

To study the animals, a rectangle of 22 x 16 m. (= 352 m^2) was selected on the cited locality; a stick was anchored on the soil every two meters in order to have a grid of reference points to which the behaviour of the lizards could be associated.

The animals' activity was observed through binoculars from a hide situated on a platform which was at 1.5 m height from the soil. The hide and platform were five meters away from the front limit of the chosen rectangle.

The observation time was usually from 9.00 h to 13.00 h (local time; = 7.00 to 11.00 h solar time) and two days per week in the months of May and June; some preliminary observations were also done in April and others in July, but those of the latter are not presented here.

In April up to 14 animals were trap-captured and marked on the parietal cephalic plates with a two-colour code in order to be able to indentify them later. Unfortunately, this kind of marking only remained visible for two to three weeks and then faded. Therefore, a reference code based on particular morphological and coloration characteristics was used for the rest of the study.

The zone was observed by successively looking at every 4 m^2 square, some days beginning from left to right and from the back to the front of the squares and some other days in a contrary direction; and some days the observation was even initiated from central squares and followed in a random way. These varied observation protocols were done in order to avoid the bias which would result if the same squares were always observed at the same time.

The successive behaviour patterns of the animals were verbally recorded on a microcassette, as well as the time and place in which they occurred. Afterwards, these data were transcribed into graphics of behaviour pattern frequencies during each hour of the day, by summing the data of all the individual lizards. A numerical reference code was used for the different patterns of the lizard behavioural repertoire. Those patterns which were seen during the study are included here for reference: Scratching (1), Foot movement (2), Food-licking (3), Licking jaws (5), Tongue-flicking (8), Locomotion (9), Climbing (10), Descending from plant (10'), Digging (11), Running (12), Head-bending (13), Resting-front legs extended (14), Head-movements (16), Resting-head raised (17), Defecating (18), Head-movement on substratum (16'), Flight (20), Chewing (23), Resting-head down (25), Front-leg pattering (26), Alarm-posture (27), Tongue-flicking on excrement (28), Dewlap (29), Persecution (30), Squeak (32), Licking-chewing on feet (37), Male head toward female body (43), Courting dewlap (44), Mouth food carrying while walking (45), Male head bobing (47), Projecting head on excrement (48), Prey persecution (50).

Every lizard's home area was established by connecting the outermost points of the locality in which each one was seen. That is to say, the convex polygon method was employed, a technique which has previously been used (Southwood 1966, Jennrich & Turner 1969) for capture points in trapping the animals. A convex polygon was obtained every day and for each of the recognizable lizards.

Although a direct observation method was used in the present study, an estimation of every home area was made using the formula: $A_l = {}^1/_2 (X_i Y_{i+1} — X_{i+1} Y_i)$ which has been used previously for lizard capture points (Jennrich & Turner 1969).

The variation of temperatures and relative humidity was simultaneously obtained by periodically noting these factors (every 15 minutes), using a maximum—minimum thermometer and hygrometer, both situated at ground level.

Results and Discussion

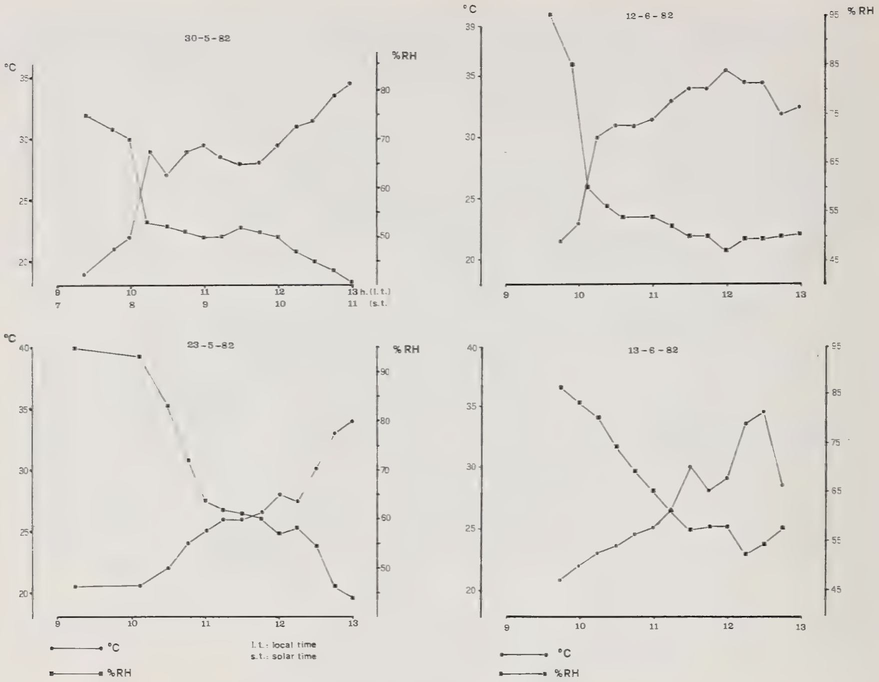
Morning temperatures ranged from 19°C to 28°C and midday ones between 34° and 38°C, while relative humidity varied between 55 to 95 % (morning) and 35 to 45 % (midday) (see Figs. 2 & 3). Temperature curves usually grew very quickly, except on some cloudy days (23-5-82: Fig. 2).

Behaviour temporal distribution

Two examples of the graphics of daily distribution of behaviour pattern frequencies appear in Figs. 4 & 5. By comparing all the graphics, it was firstly noticed that the general activity of the animals appears to increase from April to June, except for some cloudy days in June. That is to say, a greater number of individuals and, hence, of different behaviour patterns was observed in June in comparison with April. The activity also began earlier during the observed days of June than in those of April.

During the every-day general activity, basking was seen to be performed mainly in the first observation hour (9.00 to 10.00 h., local time), being drastically reduced in the following hours, except when the day was partially cloudy and temperatures lower (Fig. 4).

Locomotor behaviour and, in general, exploration activities were more evident in the first two or three hours, being partially reduced towards midday (Figs. 4 & 5).



Figs 2 (left) & 3. — Temperature and relative humidity evolution during some recording days.

Feeding behaviour was mainly observed between 10.00 and 12.00 h. (local time) (Figs. 4 & 5), although sometimes such activity was also seen near the end of the observation period (13.00 h).

The same time distribution again occurred for aggression and courting activities although, on hot days, they were seen even from the first observation hour (Fig. 5).

A strict statistical comparison could not be done because of some discrepancies in the recording period during several days and in the number of observed active lizards per day. However, courting and aggressive behaviours seemed to be more frequent in the last study days (Fig. 5). A new behaviour pattern, tentatively assigned to a general behaviour category called "Egg-laying", was observed in the last day of recording. This pattern consisted of a movement in which the animal (a female with a folded skin) seemed to be engaged in a sort of ground digging and using the four legs, the result appearing to be a spreading and/or flattening of the soft soil. As this activity was seen to be repeatedly performed by this animal, it was thought that perhaps it could correspond to a step in the later stages of egg-laying. At the end of recording the author excavated in

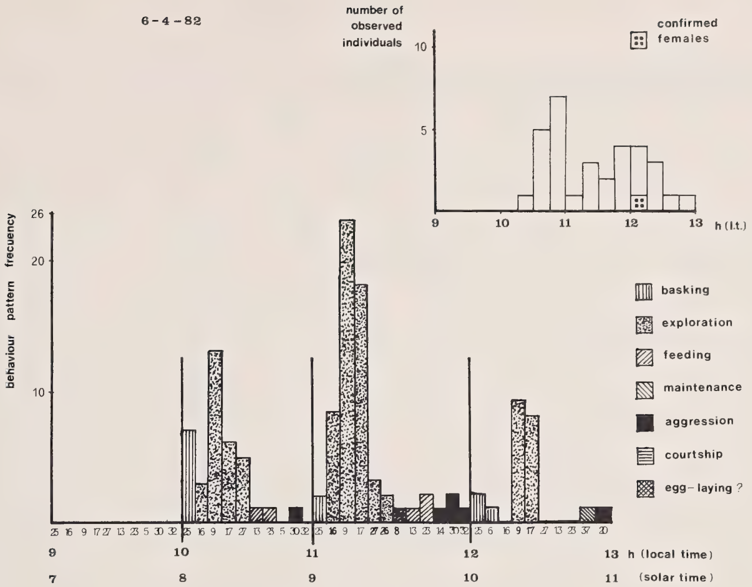
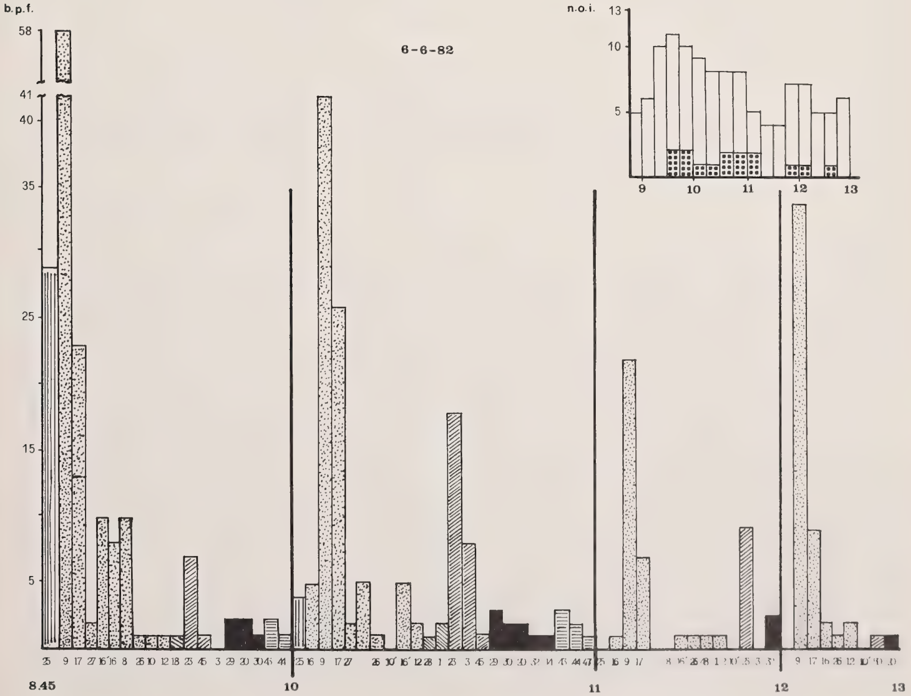
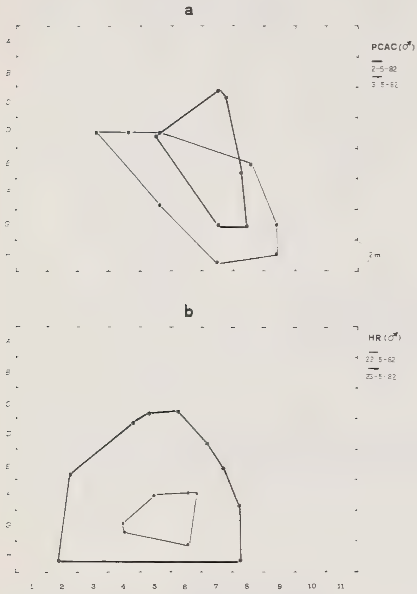


Fig. 4. — Behaviour pattern frequencies for all the recorded lizards on 6-april-82. Small numbers between hours give a reference code for the different behavíour patterns.
Fig. 5. — Idem for 6-june-82.



that place in order to confirm the existence of a clutch; none was found, but perhaps the excavation depth was not sufficient.



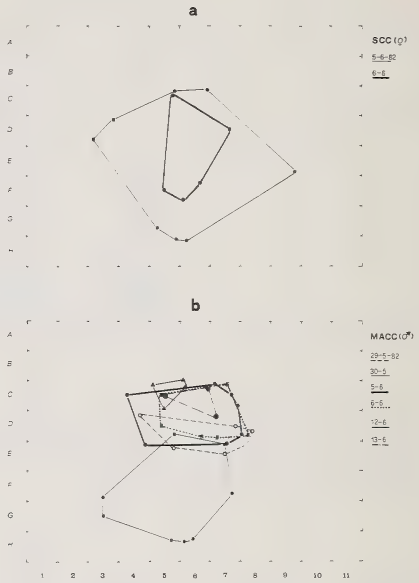


Fig. 6 (left). — Home ranges for the lizards PCAC (a) and HR (b) on two different days. Fig. 7 (right). — Home ranges for the lizards SCC (a) and MACC (b) on two and six different days, respectively.

Spatial behaviour

The established home areas of some recognizable animals (seven males and three females) on different days were obtained and some of them are presented in Figs. 6 & 7. From these data three deductions can be made: 1) the area for a specific lizard varies on different days, 2) every animal seemed to use a more or less concentrated area, except for some females which show two distinct areas on two separate days, 3) different home area surfaces result for the various lizards.

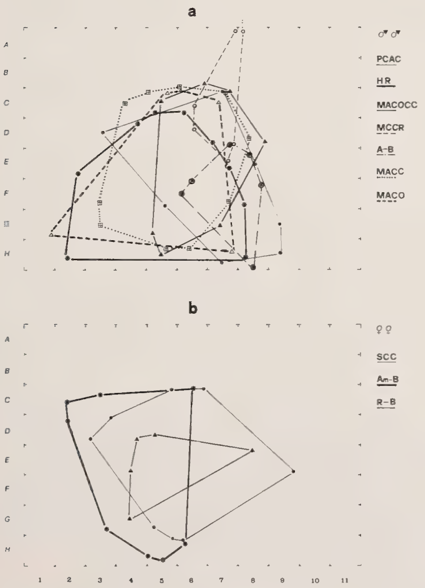
The entire home areas of all recognized lizards are also represented (Fig. 8), corresponding, in this case, to the convex polygon representing the outermost points where the lizard was seen over the whole period of study. Convex polygons for males and females are represented separately (Figs. 8 a and b, respectively). From these figures the overlapping of all lizard (male and female) home areas is evident when considering the whole study period.

When the surface of these home areas was calculated through the formula cited in the Methods paragraph, the data appearing in Table I resulted.

Table I. — Home area surfaces calculated by the convex polygon method for ten recognized lizards.

Specimen reference	Sex	Home areas (m²)	n = number of sightings of each lizard
PCAC	Male	71.27	29
HR	M	89.26	40
MACOCC	M	55.06	44
SCC	Female	77.74	26
MCCR	M	15.0	20
Am-B	F	66.13	20
A-B	M	23.82	26
MACC	M	79.21	73
R-B	F	22.46	8
MACO	M	78.17	39

It is interesting to note that the whole area for some females is bigger than that of some males. Could this be an indication of a larger permitted travelling space for the females, since they are not attacked by the males?, or in a more general perspective, could it be an adaptive strategy of the females in order to search for the optimal males?. These are questions that require further investigation to be answered.



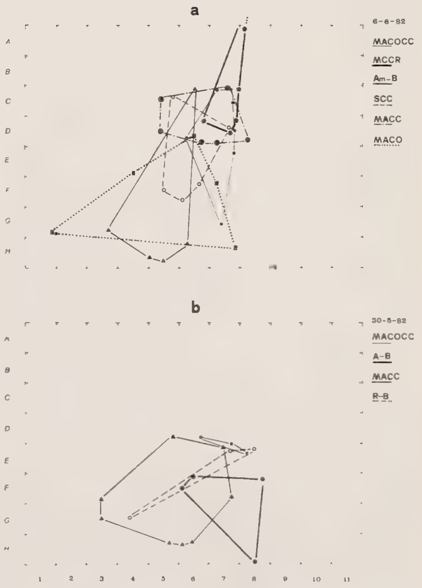
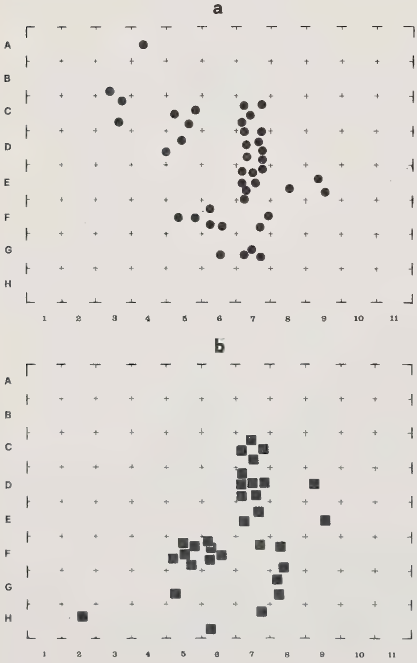


Fig. 8 (left). — Home ranges for the recognized males (a) and females (b) considering the overall recording period.
Fig. 9 (right). — Home ranges for two different sets of recognized lizards in one single day (a: first set; b: second set). The overlapping of the respective home ranges can be seen.

Jennrich & Turner (1969) gave a method to correct the polygon technique for sample size bias, that is to say, the influence of the number of captures or recordings on the estimated home range. However, this correction has not been done in our case because no observational studies of spatial behaviour were considered in their paper. The applicability of that method to cases of direct observational studies, such as ours, has not been treated in the literature. Thus, for example, the presence of a lizard may have been recorded up to a maximum of 73 different times (see Table I) during our study, and such figures are not very usual in capture techniques.

The direct observation method used in the present study gives more information about the every-day lizard movements than the classical one based on capture points, and there are other advantages which have already been mentioned (Mackay 1975). Therefore, apart from some possible error due to the lack of good visibility, in establishing some of the home range outermost points, the estimation of the whole home area appears to be more accurate in our case. However, the fact that the different lizard home areas were obtained from data over a different number of days must be taken into account; this varied day number being due to the variability of the visibility of the several representative lizards on different days.

The overlapping of lizard home ranges has been shown for the whole recording period but it also occurs in considering a single day (Fig. 9a and b). Thus



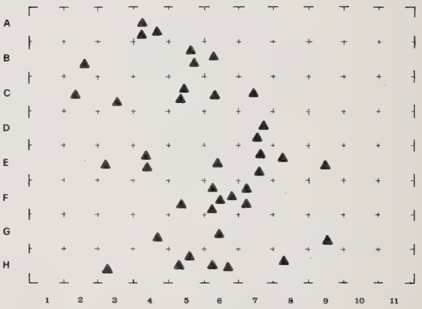


Fig. 10 (left side). — Places where aggressive (a) and courting (b) behaviours were exhibited by all the observed lizards.
Fig. 11 (above). — Places where feeding activities were shown by all the observed lizards.

the home range overlap seems to be a characteristic of the spacing pattern of these lizards. This overlapping, of course, does not imply all the animals being present at the same time in the same locality.

With respect to the possible existence of individual territories within the home area, it appears that they do not exist. At least when the places where aggression, courting and feeding activities were recorded for the observed lizards (individually recognized or not) (Figs. 10a and b, and 11) no strict area was found to be used for such behaviours by any individual lizard exclusively. That is to say, several lizards exhibited aggression, courting and feeding in the same or neighbouring places, even within a single 2 x 2 m square (for example in C-7 or D-7).

The same result emerged when the places of aggression, courting and feeding activities were represented for the entire recording period and for the ten representative lizards (Fig. 12). Here can be clearly seen that aggression (○), courting (□) and feeding (△) were manifested by at least five different lizards in a single square (D-7).

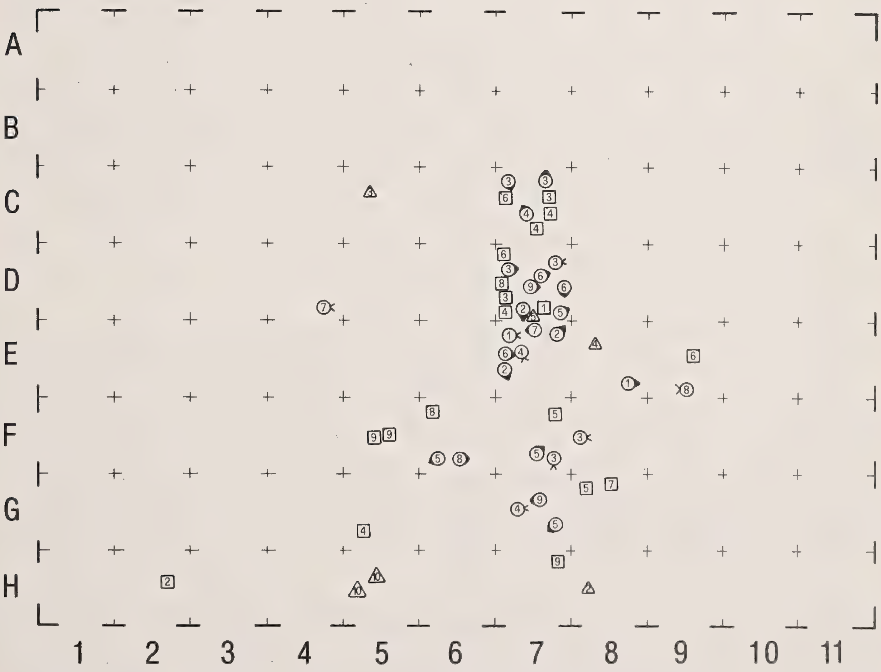


Fig. 12. — Places where aggressive (○), courting (□) and feeding (△) behaviours were shown by the recognized lizards (1, 2, 3 . . . 10). Reference code for every animal: 1 = PCAC; 2 = HR; 3 = MACC; 4 = MACOCC; 5 = A—B; 6 = MCCR; 7 = R—B; 8 = SCC, 9 = MACO; 10 = Am—B. ○>: emitted aggression; ○<: received aggression.

Thus, it appears that the only existing territories, if any, were of a temporal kind. That is to say, a lizard defends some specific places at defined times.

In summary, the spacing pattern of the lizard population studied seems to vary both in the amount of total travelled surface by each animal and in the places they run over. No strict territory seems to exist for any lizard, the whole home areas overlapping to a large extent. Consequently, the animals could travel through the same places at different times and when they meet, aggression, avoidance or courting could occur.

When two males meet in some place, several things could happen: 1) one of the males retires, 2) one of the males shows an aggressive dewlap posture and the other retires, 3) both males engage in aggressive dewlap postures and try to bite one another and, after this, one of them escapes being pursued by the other.

This particular spacing pattern in *G. galloti* is in accordance with that cited by Tertyshinikov (1970) for *L. agilis* and *E. arguta*, because there is no defense of the whole area but of specific sites. However, in our case no such association could be found with preferred feeding or basking places although, on some occasions, aggressive postures were seen near shelters. This spacing pattern must then be considered as different from a whole home-range defense (Stamps 1977).

The calculated home areas varied between 15 and 89 m^2 for the males and 22.4 to 77.7 m^2 for the females. On the one hand, these figures are not dissimilar to those found in other lacertids like *L. agilis* and *E. arguta* (Tertyshinikov 1970) and *L. muralis* (Boag 1973); however, they are surely smaller than the actual ones due to some difficulty in observing some lizards in particular places of the chosen zone, and perhaps to some animals also being active outside the zone. On the other hand, as Boag (1973) has already mentioned, these figures are much smaller than those calculated for iguanid lizards (Tinkle 1965, Turner et al. 1969, Ferner 1974, Krekorian 1976, Satrawaha & Bull 1981).

Nonetheless, these small areas for *G. galloti* could also be indicative both of the high lizard density in the studied zone (more than twenty different lizards could be distinguished) and of the great food availability (Molina-Borja in preparation).

Acknowledgments. I thank very much Mr. Nicolás González del Carmen and Mrs. Matilde García-Estrada, owners of the domain where the study was done, for permitting me to use the place as well as for accepting me in their home. Dr. Matilde González is also thanked for her friendly cooperation.

Zusammenfassung

Es wurde das Verhalten einer Eidechsenpopulation in dem Gebiet von Buenavista (NO Teneriffa) untersucht, und zwar mit dem Ziele, raum—zeitliche Aspekte des Verhaltens zu klären. Ein Rechteck von 352 m^2 wurde dort abgesteckt und darauf ein Gitternetz aus Stäben in Abständen von 2 m gesetzt, um das Verhalten mit dem jeweiligen Standort in Verbindung bringen zu können.

Von einem Versteck aus wurde in den Monaten April, Mai, Juni jeweils an zwei Tagen jede Woche beobachtet, und der Wandel der Verhaltensweisen sowie die Benutzung des Raumes durch die Einzelexemplare registriert.

Die Aktivität begann in den Morgenstunden und trat in folgender chronologischer Reihenfolge auf: Sonnen- und Erkundungsverhalten, Aggression und Balz. Um die Mittagszeit ließ die Aktivität nach.

Die Einzugsgebiete hatten eine errechnete Ausdehnung von 15 bis 89 m^2 bei den ♂ und 22,4 bis 77,7 m^2 bei den ♀. In allen Fällen überlappten sich die Bereiche der einzelnen Individuen. Obgleich wahrscheinlich keine Individualreviere vorhanden sind, wurden doch einzelne Plätze gegen Eindringlinge verteidigt.

Resumen

Se estudió el comportamiento de lagartos en una población natural de una zona de Buenavista (Noroeste de Tenerife) con vistas a obtener datos sobre los aspectos espacial y temporal de dicho comportamiento. Para ello se eligió un rectángulo de 352 m^2 en la citada localidad y se clavó una estaca en el suelo cada dos metros con vistas a disponer de una rejilla de puntos de referencia a los cuales pudiera asociarse, posteriormente, la conducta de los lagartos.

Mediante el registro continuado de la conducta observada desde un hide y durante dos días a la semana de los meses de abril, mayo y junio, pudieron establecerse, respectivamente, la evolución de los diferentes tipos de comportamiento en las horas de observación así como el uso del espacio por parte de los diferentes ejemplares.

Los diferentes tipos de comportamiento aparecieron a lo largo de la mañana y, en general, con el siguiente orden cronológico: Soleamiento y Exploración, Agresión y Cortejo, reduciéndose la actividad hacia el mediodía.

Por otra parte, las áreas de campeo calculadas variaron entre 15 y 89 m^2 para los machos y 22.4 a 77.7 m^2 para las hembras, detectándose solapamiento de las mismas en todos los casos. No parece evidente, además, la existencia de territorios individuales, si bien pudo observarse defensa de lugares específicos.

Bibliography

Alvarez, F. Braza, T. Azcárate, E. Aguilera & R. Martín (1983): Circadian activity rhythms in a vertebrate community of Doñana National Park. — XV Congr. Int. Fauna Cinegética y Silvestre. Trujillo 1981.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril et Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. Zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

Boag, D.A. (1973): Spatial relationships among members of a population of wall lizards. — Oecologia (Berl.) 12: 1—13.

Bustard, H.R. (1970a): A population study of the scincid lizard *Egernia striolata* in northern New South Wales. — Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen Ser. C 73 (2): 186—212.

Ferner, J.W. (1974): Home-range size and overlap in *Sceloporus undulatus erythrocheilus* (Reptilia; Iguanidae). — Copeia 1974 (2): 332—337.

Fitch, H.S. (1973): Observations on the population ecology of the Central American iguanid lizard *Anolis cupreus*. — Carib. J. Sci. 13 (3—4): 215—230.

Hoffmann, K. (1957): Über den Einfluß der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen. — Naturwissenschaften 44: 358.

— (1959): Die Aktivitätsperiodik von im 18- und 36-Stundentag erbrüteten Eidechsen. — Z. vgl. Physiol. 42: 422—432.

Jennrich, R.I., & F.B. Turner (1969): Measurements of non-circular home range. — J. Theoret. Biol. 22: 227—237.

Krekorian, C. O'N. (1976): Home-range size and overlap and their relationship to food abundance in the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis.* — Herpetologica 32 (4): 405—412.

Lynn, R.T. (1965): A comparative study of display behavior in *Phrynosoma* (Iguanidae). — Southwest. Nat. 10 (1): 25—30.

MacKay, W.P. (1975): The home range of the banded rock lizard *Petrosaurus mearnsi* (Iguanidae). — Southwest. Nat. 20 (1): 113—120.

Mitchell, F.J. (1973): Studies on the ecology of the agamid lizard *Amphibolurus maculosus* (Mitchell). — Trans. R. Soc. S. Aust. 97 (1): 47—76.

Molina-Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 8: 43—78.

Parker, W.S. (1972b): Ecological study of the western whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris gracilis* in Arizona. — Herpetologica 28 (4): 360—369.

Regal, P.J. & M.S. Connolly (1980): Social influences on biological rhythms. — Behaviour 72 (3—4): 171—199.

Saint Girons, M.-Ch. (1977): Le cycle de l'activité chez *Lacerta viridis* et ses rapports avec la structure sociale. — Terre et Vie 31: 101—116.

Satrawaha, R. & C.M. Bull (1981):The area occupied by an omnivorous lizard, *Trachydosaurus rugosus.* — Aust. Wildl. Res. 8: 435—442.

Seva, E. & A. Escarre (1980): Distribución espacial y temporal de *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) en un arenal costero alicantino. — Mediterránea 4: 133—162.

Southwood, T.R.E (1966): Ecological Methods. — London, Methuen & Co., Ltd.

Spitz, F. (1971): Quelques données sur les lézards (*Lacerta viridis* et *L. agilis*) marqués à la pointe d'Arcay (Vendée). — Terre et Vie 118: 86—95.

Stamps, J.A. (1977): Social behavior and spacing patterns in lizards. — In: Gans, C. & D.W. Tinkle (eds.): Biology of the Reptilia, Vol. 7: Ecology & Behavior, 265—334. — Academic Press, London.

Steward, J.W. (1965): Territorial behaviour in the wall lizard, *Lacerta muralis.* — Brit. J. Herp. 3 (9): 224—229.

Tertyshinikov, M.F. (1970): Home ranges of the sand lizard (*Lacerta agilis*) and the motley lizard (*Eremias arguta*) and peculiarities of their utilization. — Zool. Zh. 49 (9): 1377—1385.

Tinkle, D.W. (1965): Home range, density, dynamics, and structure of a Texas population of the lizard *Uta stansburiana.* — In: Milstead, W.W. (ed.): Lizard ecology. A Symposium, 300 p. — Kansas City, Univ. Missouri Press.

Turner, F.B., R.I. Jennrich & J.D. Weintraub (1969): Home ranges and body size of lizards. — Ecology 50: 1076—1081.

Underwood, H. (1970): Extraretinal light perception: entrainment of the biological clock controlling lizard locomotor activity. — Science 170: 190—193.

— (1973): Retinal and extraretinal photoreceptors mediate entrainment of the circadian locomotor rhythm in lizards. — J. Comp. Physiol. 83: 187—222.

— (1975): Extraretinal light receptors can mediate photoperiodic photoreception in the male lizard *Anolis carolinensis.* — J. Comp. Physiol. 99: 71—88.

— (1977): Circadian organization in lizards: the role of the pineal organ. — Science 195: 587—589.

Whitford, W.B. & W.G. Whitford (1973): Combat in the horned lizard *Phrynosoma cornutum.* — Herpetologica 29 (2): 191—193.

Dr. Miguel Molina Borja, Departamento de Fisiología Animal, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 36 | H. 3/4 | S. 553—556 | Bonn, Oktober 1985

Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife

by

Georges Pasteur & Sebastiano Salvidio

The following notes are part of the results of a February 1979 trip (see Pasteur, 1981) sponsored by Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. As the clear-cut climatic and vegetational tiers which altitudinally partition the island of Tenerife are relevant to this study, let us briefly recall that there exist three such tiers (see Bacallado, 1976) that are as noticeable to a person who ascends the island as, spectacularly, to the airborne observer: the below-cloud zone, where the air is warm and rather dry, with tropical vegetation and extensive banana plantations, tending to aridity on slopes facing south; the zone of quasi-permanent clouds, about 300—1500 m high in the north and 600—1800 m in the south, fresh and very humid, with intensive non-banana farming and little primary vegetation left; and the above-cloud zone, the lower part of which is dry and arid and subject to hot temperatures in midday and cold temperatures, even freezing in winter time, at night.

One of us (G. P.), after 1) personal surveying of the island in all directions, 2) conversations with peasants inhabiting the medium tier, and 3) comments from Prof. J. J. Bacallado, Department of Zoology, Universidad de La Laguna, hypothesized that there is little contact, if any, between the above-cloud and below-cloud populations of *Gallotia galloti* on the southern slopes of Tenerife, and none at all on the east, north and west sides.

Thirty-eight protein loci have been investigated through electrophoresis in erythrocyte, plasma, liver, kidney and testis extracts from 36 individuals of *Gallotia* collected in various parts of Tenerife. The specimens can be arranged into four regional samples as follows.

1) Below-cloud tier:	
— Northern coast from Puerto de la Cruz westward	12 individuals
— North-west flank (Llano del Moro area)	4 individuals
— South slope (Mirador de la Centinela area)	12 individuals
2) Above-cloud tier:	
— Central mountain range around 2000 m (El Portillo-Izaña area)	8 Individuals

Two protein loci could not be interpreted with the buffers used. Out of 36 loci left, 15 had more than one allele detectable, and 11 of these had heterozygotes in such frequency that the most common allele did not exceed a 95 %

proportion, yielding an overall polymorphism index of 27.8 % while the gene diversity index* was 8.68 % in 24 fully analysable loci (see Table 1). If the ancestral founding colony was genetically depauperate when it reached the oceanic part of the Canary archipelago, then these relatively high figures imply that a good deal of mutations have been retained since colonization. Little more can be said about this topic as long as we know nothing of genetic variability in continental relatives.

Table I. Electromorph frequencies at polymorphic loci of *Gallotia galloti* Tenerife samples . TR = transferrin; v.f. = very fast . No heterozygotes were observed at the two isocitrate dehydrogenase loci, whose variations were strictly parallel, suggesting similar epistatic action on both from alleles of an extraneous gene.

			Gallotia g. galloti	
Locus	Observed alleles	*Gallotia galloti eisentrauti*	'Below-cloud' sample	'Above-cloud' sample
EST-4	90	0.03	0.04	0.06
	100	0.81	0.71	0.81
	110	0.16	0.21	0.13
	120	—	0.04	—
IDH-1	85	—	0.08	0.12
	100	0.93	0.75	0.88
	120	—	0.17	—
	v.f.	0.07	—	—
IDH-2	60	—	0.08	0.12
	100	0.93	0.75	0.88
	115	—	0.17	—
	v.f.	0.07	—	—
MPI-1	90	0.07	0.04	—
	100	0.83	0.75	1.00
	110	0.10	0.21	—
NP-1	100	0.97	0.88	1.00
	180	0.03	0.12	—
PGM-3	40	0.03	—	—
	60	0.03	0.05	0.19
	70	0.16	0.05	0.31
	80	0.25	0.15	0.13
	85	0.12	—	—
	90	0.16	0.20	0.06
	95	0.03	0.20	0.06
	100	0.22	0.35	0.25
TR	100	1.00	—	0.50
	110	—	1.00	0.50

Fully analysed monomorphic loci: Alb, EST-1, EST-2, EST 3, α GPD-1, IDH-3, IPO, LDH-1, LDH-2, MDH-1, MDH-2, NP-2, PGI-2, PGM-1, PGM-2, Pt-2, Pt-3.

---

* Mean of expected heterozygosities (h) at individual loci, with $h = 1 - \sum x_i^2$ where x_i stands for the frequency of the ith allele at the locus.

Of special interest is the first (= controlling more anodal products) locus of mannose phosphate isomerase. This locus presents three alleles, MPI-1^{100}, MPI-1^{90} and MPI-1^{110}, in lowland populations, the samples of which displayed a 32 % average heterozygosity, whereas the high-tier sample is monomorphic for MPI-1^{100}. This suggests that only allele 100 has reached the above-cloud region, but our samples are too small for the difference to be statistically significant. Further investigation of this monomeric enzyme, very easy to study from liver homogenates with tris-citrate buffers, is necessary in above-cloud *Gallotia*.

Unusual diversification is shown by transferrin, a plasma globulin. Plasma extracts from six mountain, two southern and nine northern individuals were available. Two transferrin electromorphs, Tr^{100} and Tr^{110}, were discernible. All northern specimens turned out to be Tr^{100} homozygotes, whereas the two southern ones were homozygous for Tr^{110} and, most remarkably, all above-cloud zone lizards were heterozygous. Probabilities for such differences being due to chance are exceedingly small: the corrected chi-square is 15.8 between north and south low-tier samples (4/0 vs. 0/18 alleles, $P \cong 0.00004$) and 12.9 between above-cloud and below-cloud samples (6/0 vs. 0/11 heterozygotes, $P \cong 0.0003$).

Low-tier *Gallotia galloti* are thus definitely differentiated into two geographical transferrin phenotypes. The extent of their respective distributions remains to be found, but it is noteworthy that all our Tr^{100}/Tr^{100} specimens have apparently been collected in the range of *Gallotia galloti eisentrauti* Bischoff, as this range can be inferred from Bischoff's (1982) distribution map, while the two Tr^{110}/Tr^{110} individuals were taken well within the range of *G. g. galloti* (Oudart).

At the same time, however, both transferrin phenotypes are closely related to the lizards which live above the cloud layer, and the differentiation of these is ecophysiological rather than geographical. The extraordinary situation that all six mountain specimens tested were heterozygous indicates drastic selection against homozygotes, and this suggests a relation with the environmental heterogeneity imposed by the drastic circadinan changes in temperature (and related ecological factors): with two transferrin molecules, an organism is better buffered against environmental fluctuations than with one.

Acknowledgements. We thank Jean-Louis Pasteur for help in the field, Prof. J. J. Bacallado Aránega for valuable information, Dr. J. P. G. Orsini for participation in preparing *Gallotia* organs, and Drs. Wolfgang Böhme and Nicole Pasteur for reading the manuscript. Technical assistance: Annie Orth, Jean-Yves Quéro.

Zusammenfassung

Proteinloci von 36 Eidechsen der Art *Gallotia galloti* aus Teneriffa wurden untersucht. Der Gendiversitätsindex betrug bei einer Zufallsstichprobe von 24 Proteinloci 0.087. Unter insgesamt 36 untersuchten Loci wurde eine signifikante geographische Variation nur bei Transferrinen von Tieflandeidechsen festgestellt, während eine Stichprobe von *Gallotia* aus Gebirgsregionen oberhalb der Passatwolken ausschließlich Heterozygote aufwies, scheinbar eine Anpassung an drastische circadiane Änderungen der Umweltbedingungen.

Resumen

Loci protéicos de 36 lagartos de la especie *Gallotia galloti* de Tenerife fueron estudiados. El índice de diversidad de los genes de una muestra al azar de 24 loci protéicos fué de 0,087. Entre 36 loci examinados en total pudo constatarse una variación geográfica significativa sólo en las transferinas de los lagartos que habitan las partes bajas, mientras que una muestra de *Gallotia* de la zona montañosa de por arriba de las nubes estaba formada exclusivamente por heterocigotos, lo que aparentemente es una adaptación a la drástica variación diaria de las condiciones ambientales.

References

Bacallado, J.J. (1976): Notas sobre la distribución y evolución de la avifauna canaria. — In "Biogeography and Ecology in the Canary Islands" (G. Kunkel ed.), pp. 413—431. Junk, The Hague.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von Gallotia galloti (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33: 363—382.

Pasteur, G. (1981): A survey of the species groups of the Old World scincid genus *Chalcides*. — J. Herpet. 15: 1—16.

Prof. Dr. G. Pasteur, Dr. S. Salvidio, Laboratoire de génétique écologique, Ecole pratique des hautes études, Université Montpellier II, Place Eugène Bataillon, F-34060 Montpellier, France.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 557—562	Bonn, Oktober 1985

Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae)

por

M. Báez

Introducción

En las últimas décadas y desde el trabajo pionero de Cowles & Bogert (1941) la conducta termorreguladora de los reptiles ha sido considerada como uno de los componentes más importantes de la ecología de estos animales. Las especies del género *Gallotia* — endémico del Archipiélago Canario — no han sido sin embargo objeto de ningún estudio de este tipo, siendo los presentes datos preliminares sobre la conducta termorreguladora de *Gallotia galloti eisentrauti* Bischoff, 1982, la primera aportación en este sentido.

Material y métodos

Los datos aquí reseñados fueron obtenidos todos ellos en la localidad de Bajamar, en la isla de Tenerife, durante dos épocas. La primera del 24 al 29 de abril de 1982 y la segunda del 15 al 16 de octubre del mismo año. Se tomaron registros de la temperatura corporal de los individuos (Tc), de la del aire (Ta) y de la del sustrato (Ts), utilizando para ello un termómetro digital con display de cristal líquido provisto de un circuito integrado y microprocesador INTERSIL ICM 7106, alimentado por una batería de 6 voltios tipo GF 225. Este aparato permite realizar mediciones de temperatura cloacal, aire y sustrato con una precisión superior a ±0,1°C. La temperatura cloacal se tomó inmediatamente después de capturar al animal, introduciendo la totalidad de la sonda en la cloaca; la temperatura del sustrato por contacto de la sonda con el mismo y la temperatura del aire a 1 metro de altura, a la sombra y protegida la sonda del viento. Se realizaron un total de 133 registros de temperaturas cloacales en machos y hembras adultos y subadultos durante todo el periodo de actividad diaria de los mismos en las épocas de estudio. Como horario de trabajo se consideró el horario solar.

Resultados

Los datos de todas las gráficas presentadas se refieren a individuos activos en el suelo o paredes, aunque en la figura 4 se proporcionan también algunos datos sobre el rango de temperatura cloacal de individuos estáticos en pleno proceso termorregulador (tanto por heliotermia como por tigmotermia).

En los datos de Tc obtenidos no se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras o entre jóvenes y adultos (t de Student), tal y como sucede en otros reptiles (Huey & Webster 1975; Lee 1980; Perez Mellado 1981).

En las figuras 1 y 2 se representan las temperaturas corporales de individuos activos, es decir, el Rango Voluntario de Temperaturas (RVT), apreciándose cómo difieren en ambas épocas de estudio tanto dicho RVT como la frecuencia con que los individuos activos presentan los distintos valores de la Tc. Asimismo, y en consonancia con estos datos puede verse en la Tabla 1 cómo los valores medios de la Tc son mayores en otoño ($\bar{x} = 33,1$) que en primavera ($\bar{x} = 31,6$). Por otra parte, el rango de Tc voluntarias en *G. galloti* coincide con el señalado por Goin, Goin & Zug (1978) como típico de los reptiles diurnos verdaderos termorreguladores, a pesar de que las Tc máximas alcanzadas sean inferiores a las de otros Lacértidos.

Estas características que se refieren a las diferencias estacionales de la Tc han sido comprobadas también en otras especies de Lacértidos, y parece confirmar una vez más que aunque en determinadas circunstancias (diferencias estacionales o diferencias climatológicas en cortos espacios de tiempo) los individuos no puedan alcanzar su temperatura preferente, ello no implica una ausencia o disminución de actividad, tal y como se deduce de nuestros datos. Al respecto Heatwole (1976) señala varias explicaciones sobre este hecho.

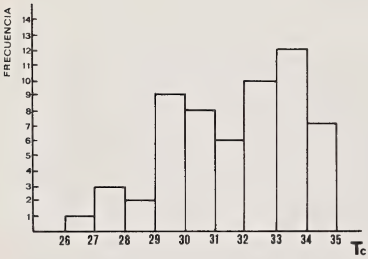


Fig. 1: Temperaturas corporales voluntarias y frecuencias de las mismas en individuos activos en primavera.

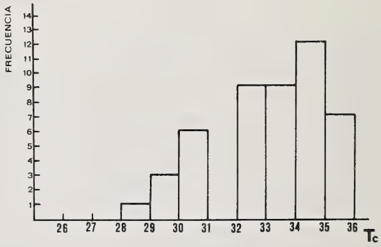


Fig. 2: Temperaturas corporales voluntarias y frecuencia de las mismas en individuos activos en otoño.

En cuanto a la conducta termorreguladora diaria, ésta es expuesta en las figuras 3 y 4. En la fig. 3 se representan los datos de Tc, Ts y Ta correspondientes a la primera época de estudio (abril-1982). Las temperaturas cloacales se refieren en esta gráfica exclusivamente a individuos en plena actividad, no incluyendo aquéllos que exhibían conducta termorreguladora. Al analizar dicha gráfica puede comprobarse cómo las Tc aumentan de forma notable en el inter-

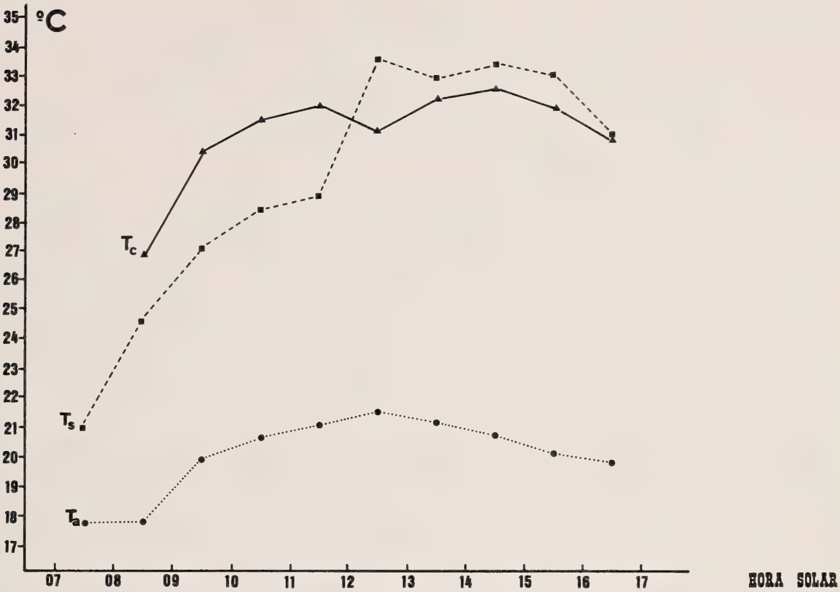


Fig. 3: Valores medios de la evolución diaria de la temperatura corporal (Tc), temperatura del sustrato (Ts) y temperatura del aire (Ta) en primavera.

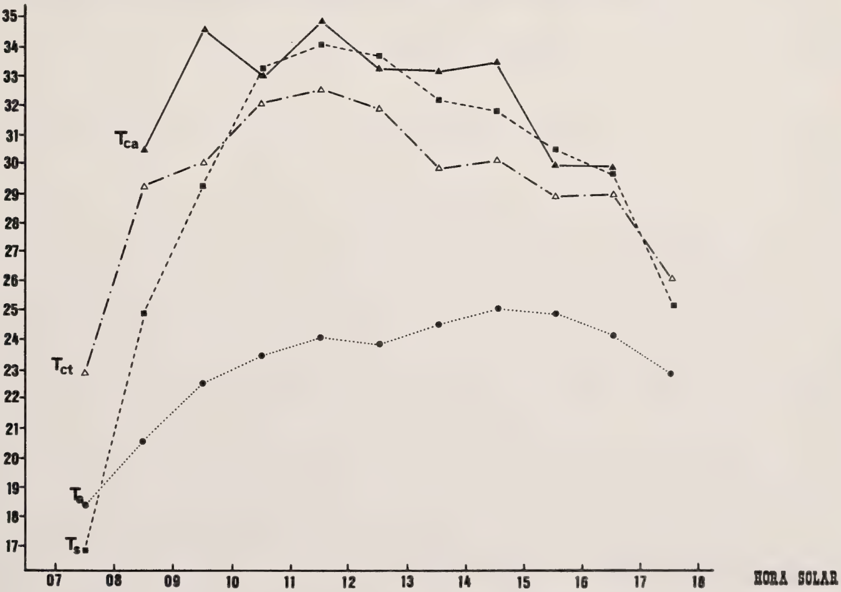


Fig. 4: valores medios de la evolución diaria de la temperatura corporal de individuos activos (Tca), de individuos termorregulándose (Tct), del sustrato (Ts) y del aire (Ta), en otoño.

valo de la mañana (de 08—12 horas) para mantenerse relativamente constantes hasta las 15 horas, disminuyendo a partir de entonces paulatinamente. Se detecta asimismo una mayor independencia de las Tc con respecto a las Ts en la mañana que durante el resto del día. La temperatura del aire (Ta) fue siempre muy inferior a las Tc y Ts y aumentó durante la primera mitad del día para ir disminuyendo a partir de las 13 horas.

En la fig. 4 se representan los datos de Tc, Ts y Ta correspondientes a la segunda época de estudio (octubre-1982), aunque en este caso las temperaturas cloacales se han separado en dos líneas: una, representada por la línea contínua (Tca), se refiere a individuos activos, la otra — representada por la línea de puntos y trazos (Tct) — se refiere a individuos que exhibían conducta termorreguladora. Se han separado ambos datos para comprobar cómo los individuos que están asoleándose tienen una Tc más baja que los que están activos (en valores promedios, en casos particulares puede no cumplirse).

La temperatura del aire (Ta) es más elevada en otoño que en primavera, aunque su comportamiento es similar: aumento en la primera mitad del día y mantenimiento y posterior descenso durante el resto. Por otra parte, en otoño (fig. 4) el sustrato adquiere temperaturas altas más rápidamente que en primavera (fig. 3), aunque también desciende de forma más acusada después del mediodía.

En cualquier caso, con los datos obtenidos en este estudio, los índices de correlación entre las Tc y las Ts y Ta respectivamente son bajísimos (r = 0,55 o menores), indicando — aunque de forma provisional — que esta especie parece alcanzar una elevada independencia térmica con respecto al sustrato y aire.

Discusión

G. galloti es el único lagarto presente en la isla de Tenerife, en donde ocupa los más variados hábitats, desde la costa hasta las cumbres más altas (se han observado ejemplares en el mismo Pico del Teide por encima de los 3000 metros de altitud). Dadas estas características, y en ausencia de datos obtenidos en diferentes hábitats y altitudes, queda aún por conocer si estas condiciones euritópicas van acompañadas o no de una conducta euritérmica como sucede en otros reptiles insulares con similares características ecológicas (Ruibal & Philibosian, 1970).

En cuanto al comportamiento termorregulador de esta especie, parece ser que practica tanto una conducta heliotérmica (más importante en la mañana) como tigmotérmica (más importante en la tarde), dadas las características del sustrato rocoso en la zona de estudio.Puede comprobarse en las figuras 3 y 4 como las Tc son más altas que las Ts en la mañana (el aumento de la Tc es entonces por heliotermia, siendo más rápido que el calentamiento del sustrato), mientras que son inferiores a últimas horas de la tarde (aquí el aumento de la Tc es fundamentalmente por tigmotermia).

Tabla 1: Valores de las temperaturas corporales, del aire y del sustrato en individuos activos en ambas épocas de estudio. No se incluyen los datos de individuos termorregulándose (n = 28).

Epoca:	primavera	otoño
Tc	$\bar{x}$ = 31,6 Int. = 26,7—34,8 n = 58	$\bar{x}$ = 33,0 Int. = 28,0—35,9 n = 47
Ta	$\bar{x}$ = 20,4 Int. = 17,5—22,5 n = 58	$\bar{x}$ = 23,1 Int. = 17,5—25,0 n = 47
Ts	$\bar{x}$ = 30,5 Int. = 22,6—34,5 n = 58	$\bar{x}$ = 31,7 Int. = 24,6—34,8 n = 47

Agradecimientos. El autor agradece la ayuda de campo prestada por J. J. Hernández, I. Izquierdo y J. L. Martín, así como los comentarios y consejos del Dr. V. Pérez Mellado.

Summary

Thermoregulation in *Gallotia galloti* from Tenerife has been studied in two different periods. With this initial approach, the results appear to indicate that the species has acquired a high level of thermic independence with respect to the substrate and to the air.

Zusammenfassung

Die Thermoregulation von *Gallotia galloti* von Teneriffa wurde im Frühjahr und im Herbst untersucht. Die vorläufigen Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Art über ein hohes Maß an thermischer Unabhängigkeit verfügt in bezug auf Substrat- und Lufttemperatur.

Bibliografía

Cowles, R.B. & C. Bogert (1944): A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 83: 261—296.

Goin, C.J., O.B. Goin & G.R. Zug (1978): Introduction to Herpetology (3rd edition). — W.H. Freeman Co., San Francisco, 378 pp.

Heatwole, H. (1976): Reptile Ecology. — University of Queensland Press, 178 pp.

Huey, R.B. & T.P. Webster (1975): Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. — Ecology 56 (2): 445—452.

Lee, J.C. (1980): Comparative thermal ecology of two lizards. — Oecologia (Berl.) 44: 171—176.

Perez Méllado, V. & A. Salvador (1981): Actividad y termorregulación estival de *Podarcis pityusensis* Boscá, 1883 (Sauria: Lacertidae) en Ibiza y Formentera. — Amphibia-Reptilia 2: 181—186.

Ruibal, R. & R. Philibosian (1970): Eurythermy and Niche Expansion in Lizards. — Copeia 4: 645—653.

Dr. M. Báez, Departamento de Zoología, Universidad de La Laguna, Tenerife, Islas Canarias, España.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 563—575	Bonn, Oktober 1985

Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands

by

Antonio Machado

Introduction

The present fauna of lacertids of the Canary Islands is composed of two groups of lizards, both included in the endemic genus *Gallotia* Boul. 1916 (Arnold 1973). A first group of small lizards is formed by *G. atlantica* s.l., endemic to the eastern islands, and *G. galloti* s.l. which is distributed in the western islands. Both lines have evolved intra- and interinsularly to form subspecific populations ("Rassenkreise") with differences in size and colour. Only the Island of Gran Canaria appears not to be inhabitated by representatives of this group[1].

The second group forms a species of great size whose distribution and systematic knowledge could well present some surprises. *G. stehlini* Schenkel (1901) lives on Gran Canaria and *G.* aff. *simonyi* Stein. (1889) on El Hierro. The first is common, while the Hierro Giant Lizard is in grave danger of extinction.

Besides *Gallotia simonyi* (Steind. 1889), whose only known small population on the Rock of Salmor was exterminated some 50 years ago, the other know forms, also of great size, correspond to the fossil and subfossil material (García Cruz & al. 1980, Bravo 1978). The largest of the species (up to 1.5 meters), *Lacerta (Gallotia?) goliath* Mertens 1942 was described from material from Tenerife whereas other material is known from La Gomera (Hutterer 1985) and La Palma[2]. Also remains of a second large species, although of lesser size, have been found in Tenerife and assigned to *G. simonyi.* However, paleontological research in the Canaries has been very sporadic and superficial. It is hoped that the more organized studies now being conducted will reveal new interesting results that could possibly revolutionize our ideas about past animal colonization of these islands.

---

[1] The population of *G. atlantica* located in the eastern part of Gran Canaria (Arguineguín) is supposedly introduced (Barquín & Martín 1982). This seems quite credible when one considers that the large barges in which the "majoreros" (inhabitants of Fuerteventura) abandoned the Island during years of famine landed in this zone of the coast (v. Roldán 1968).

[2] Apart from the remains that Bravo (1954) mentions and which have been lost, Dr. A. Santos has collected new material in Mazo, which is being studied by M. Martín and L. F. López-Jurado.

This work will not discuss the other extinct vertebrates (terrestrial turtles, large rats, wingless birds, etc.), rather, the discussion is limited to the large lizards, concretely to why some populations have become extinct and others not.

As far as we know, *G. goliath* s.l. is considered extinct on Tenerife, La Gomera and La Palma. The same has occurred with *G. simonyi* s.l. on the small Roque de Salmor, its patria typica, and on Tenerife(?). On the other hand, on El Hierro a very reduced population of some 100 individuals of a related large lizards[3] continues to exist. *G. stehlini*, a very similar species, is, nevertheless, a common lizard on Gran Canaria. The same is true for the other small lizards on their respective islands.

In summary, and in light of current knowledge, we are able to state that the situation of the small lizards is normal, as it is with one of the large lizards (*stehlini*) on an island where the small ones do not live. Thus the other large lizards have become extinct or are on the point of becoming so.

About the reasons for the decline

Formerly, various authors have treated, more or less superficially, the extinction of the large Canarian lacertids, arguing one or another possible causes but, to me, without giving a reasoned and satisfactory explanation. Instead of expounding the various theses of these authors, it seems more appropriate to present an analysis of the kinds of factors that are argued in one case or another, if not used simultaneously.

Natural biological factors

The extinction of the large form was the consequence of interspecific competition (Mertens 1942, Arnold 1973, Báez 1983). This implies that the small lizard group reached the islands later in a second invasion (Klemmer 1976) and competitively displaced the large lizards which were less well-adapted. Barquín & Martín (1982) believe that perhaps the behaviour of the large adult lizards towards their own young contributed disfavourably when compared to the small sympatric species. Nevertheless, to explain the particular case of Gran Canaria (though small fossil forms have not been found), Mertens (o.c.) simply stated that the reverse occurred there, i.e. the large species survived instead of the small one.

Klemmer (o.c.) writes that the extinction of these large forms could be completely natural, since insular species are usually very sensitive to environmental changes and have a very slow reproductive rate. Báez (o.c.) also considers that the dialectic invasion-extinction is a common natural process on islands.

---

[3] Until now (Böhme & Bings 1975, 1977, Martínez Rica, 1982), these lizards have been considered as *G. simonyi* (Steind. 1889) — a species described from the nearby Roque of Salmor — but in fact differences exist between them (see Machado 1985).

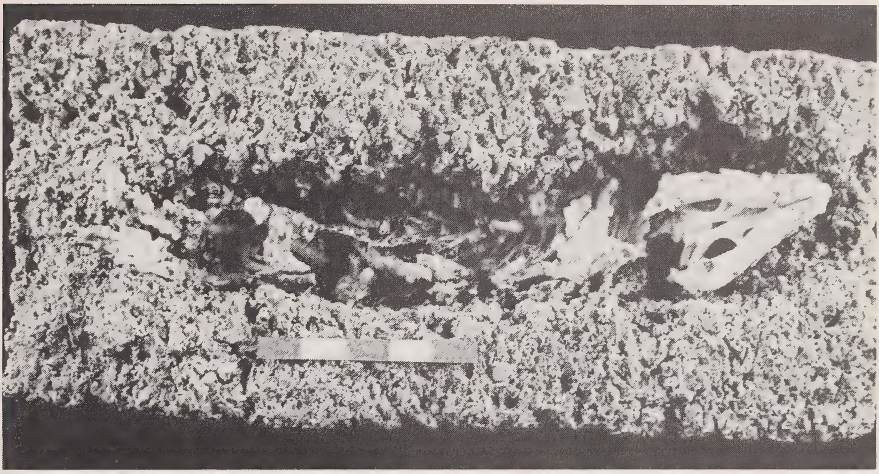


Fig. 1: Fossil giant lizard of Gran Canaria embedded in lapilli from La Isleta. Specimen kept in the Museo Canario, Las Palmas. Scale in centimeters. Photo Museo Canario.

Natural physical factors

Many authors mention the volcanic activity as a factor associated with the extinction of the primitive vertebrate fauna. The majority cite the lapilli and the lava flows as direct causes of mortality, which correlates with the numerous fossil remains found covered by or embedded in these materials (see fig. 1). Klemmer (o. c.) also considers the devastating effect that the eruptions must have had in altering the habitat and limiting food supplies.

It is evident that the eruptions are causes of death in the affected populations. However, as they are a sporadic ecological factor, it does not seem logical that they have the capacity to eliminate a species of wide distribution throughout the island, above all, when there always remain areas unaffected by volcanism for long periods of geological time.

Anthropogenic factors

Nearly all authors, at some time, point to man as a direct or indirect cause contributing to the extinction of the large lacertids. *Gallotia simonyi* s. str. became extinct on the small Roque de Salmor due to scientific and commercial collection. In general, however, these comments are imprecise and, perhaps, in more than one case, just the result of routine speculation.

In the opinion of Salvador (1972), the extinction of *simonyi* on Tenerife and El Hierro[4] occurred in historical times due to human pressure. Bravo (1971) comments on the possibility that the aborigines, the Guanches, ate these lizards and thus contributed to their decline. Báez (1984) believes that the disappearance of these species was accelerated by man and mentions his "intense destructive action."

---

[4] In the same work Salvador includes data regarding the possible survival of the species on the island of Hierro (see footnote 3).

Speaking of environmental transformations, Klemmer (o.c.) notes the importance of man as a perturbative agent, and Kämmer (1982), with more precision, associates part of the vertebrate fauna extinction with the indirect anthropogenic influence: cultivation, introduced species, goats, etc.

Historical references

Little datation exists related to the fossil and subfossil remains, but enough is found to deduce that these large lacertids did coinhabit the islands with the primitive aborigines (Acosta & Pellicer 1976, Böhme & al. 1981, Hutterer o.c.).

Moreover, the historical register furnishes us with some information of interest. It is probable that the "*Capraria, lacertis grandibus refertam*" of Plinius (*Naturalis historia*, ed. 1624) taken from the lost chronicles of King Juba II expedition (Second Century B.C.), makes reference to the Island of El Hierro[5](Viera & Clavijo 1866, von Buch 1825), and not to Gran Canaria or Fuerteventura as was supposed by other authors (Steindachner 1891, Arribas & Sánchez 1900, Lehrs 1909, Krüss 1976).

There is only one concrete reference to the large lizards in the chronicles of the Conquest of the Canary Islands (XV and XVI Century). In *Le Canarien* the French chroniclers P. Boutier and Jean Le Verrier narrate the arrival of Jean de Bethéncourt at El Hierro in 1404 and comment: ",... and one can find large lizards, like a cat, but they do no harm nor have any poison"[6].Joan dos Barros (1552), in his *Decada primera da Asia,* mentions that the inhabitants of La Gomera eat all manner of things such as "cobras (*sic*), lizards and rats".

Von Fritsch (1870) speaks of large-sized lizards less frequently seen than the common lizard (*G. galloti*) which he has observed on El Hierro, La Gomera and Gran Canaria. To this, one can add other commentaries and stories recollected by various authors (Steindachner 1891, Bings 1980, etc.), but none could be confirmed.

The hypothesis

From this information it can be deduced that the extinction of the large lizards has occurred in recent or very recent times. If the causes of the regression were just natural, these would have been active for a very long time before the arrival of man at these islands. It would be an anthropocentric view to think that this extinction "waited" to happen in the presence of man.

---

[5] Saumaise and P. Hardouin (fide Viera & Clavijo 1772, ed. 1982, p. 81) believe that Plinius wrote *Kavrariam*, which means Capraria, instead of *Savrariam*, which means *Lagartaria.* This would also fit better into the context of *lacertis grandibus refertam.* Moreover, the Greek S was written like the Latin C (note of A. Cioranescu; loc. cit.).

[6] In the text altered by Bethéncourt (Texto B sensu Cioranescu 1980, p. 161), the end of the sentence has been changed to read: "...cat, but they do no damage and are very repugnant to see".

When planning the conservation project of the Hierro Giant Lizard (*Gallotia* aff. *simonyi*), there were various questions that I traced regarding its regression. We know that in the past these large lizards distributed themselves throughout other zones of the island (von Fritsch 1867, Böhme & al. 1981), in addition to the small Roque de Salmor where the form living there was directly eradicated by man.

Why did these large lizards of El Hierro draw the attention of Juba and the Conquistadores more than those of Gran Canaria that are equally as large and much more abundant? Why have these saurians become extinct on Tenerife, La Palma, La Gomera, nearly so on El Hierro, but not on Gran Canaria? So far we have fenced back and forth with arguments that do not explain these discrepancies in a coherent form.

All these questions animated me to develop a hypothesis that tries to give a reasoned explanation of the phenomenon. As every hypothesis, this one does not extend further than its own intellectual limitations, but new hypotheses are perhaps the proper way to stimulate science. The hypothesis presented here gives rise to some questions that could be resolved by experimentation. Experimental results could reinforce the hypothesis or, on the contrary, completely disprove it.

Size segregation

It is a known phenomenon recollected by diverse authors (See Carlquist 1974, cap. 15) that reptiles are usually of larger sizes on islands than on the continent. This tendency towards gigantism can be justified by better usage of the environmental resources and can happen on islands, thanks to the absence of predators.

The large Canarian lacertids fit into this scheme, though opinion exists (Báez 1983) that they are remnants of a giant group now extinct on the continent, and not the result of an insular evolutionary process.

Arnold (1973, p. 317) states that "where more than one lizard species coexist in precisely the same habitat, separation is usually achieved either by hunting at different periods or by selecting different sizes of prey, in which case the coexisting species often differ in size too". This tendency to avoid ecological competition also happens intraspecifically and Heatwole (1976) records various examples where even the different sexes have different sizes (or longer jaws).

One can suppose therefore, that a unique large lizard population (case A), living in a limited environment, tends to adopt a scaled structure of sizes in a manner that achieves the greatest division possible of available, exploitable food sources (fig. 2). The rate of growth will be lower in these cases, and the adults of maximum size will represent only a small portion of the population. The growth is, therefore, slow and progressive.

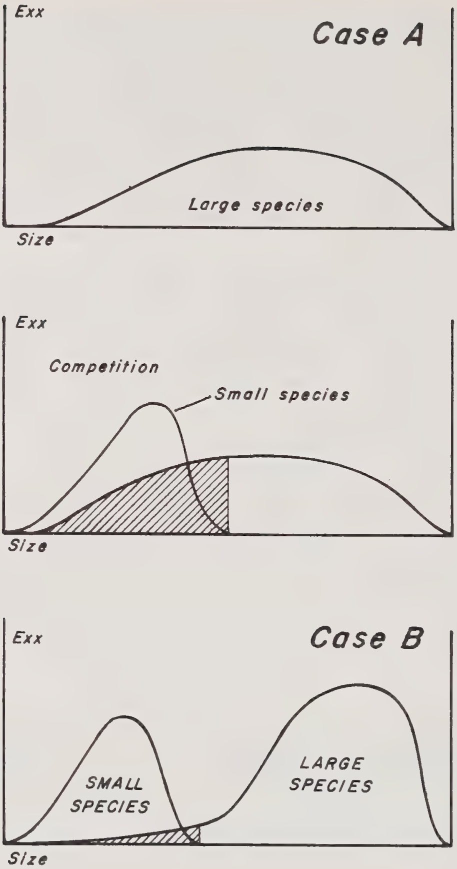


Fig. 2: Population structure development in large lizards. Explanation given in text. Shaded areas refer to population of large species affected by competition.

If we consider two sympatric species (case B), one large and the other small, a conflict arises between the latter and the young individuals of the large species. One form of resolution would be for the large species, to adopt rapid growth, quickly leaving behind the smaller sizes and concentrating its numbers in the larger sizes free from interspecific competition. The adults of maximum size, in this case, would represent the greatest portion of the gene pool.

This is not the only way to segregate the two species of case B. The separation in different hunting periods, as mentioned, or spatial niches (ground/branches) is frequent in reptiles. However, we suppose that it has not happened as such and that the evolutive tendency has hypothetically occurred, at least primarily, according to what has been postulated above.

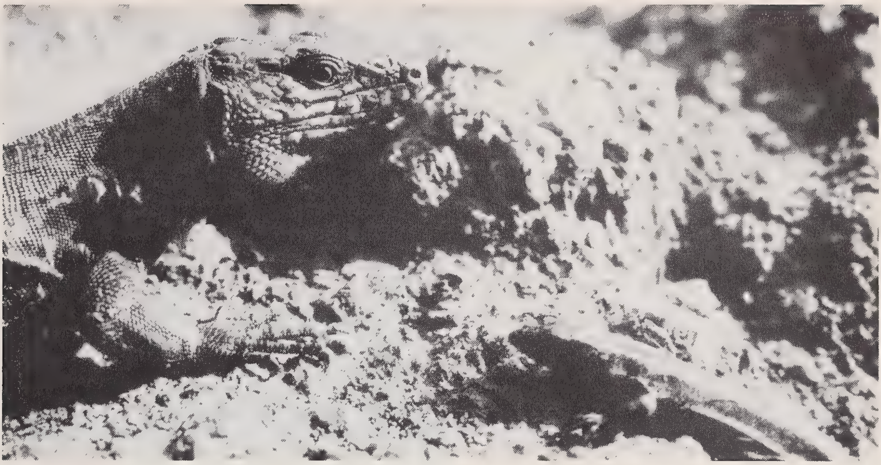


Fig. 3: Adults of *Gallotia* aff. *simonyi* and *Gallotia galloti caesaris* in Gorreta, El Hierro. Both specimens were slightly narcotized to take the picture. Compare sizes. Photo A. Machado.

Case A corresponds to the situation of Gran Canaria where *G. stehlini* exists as the only species. Case B applies to El Hierro where *G.* aff. *simonyi* coexists with *G. galloti caesaris* (fig. 3). Mertens (1942) called attention to the dualism: dwarf form — giant form that exists in all the western islands, maintaining a parallel distance of homologous sizes: the larger the small form, the larger the large form.

It remains to be explained whether the origin of all these forms was common or not, and in the particular case of Tenerife, it is not very clear if there are really two or three phylogenetic lines that coexisted (*galloti* — *simonyi* — *goliath*).

Effects of Predators

For a small predator, like a kestrel (*Falco tinnunculus*), a lizard of 200 or 300 grams is a too large prey. However, for a larger predator, like a dog or cat, it would be an adequate prey. Giving that on oceanic islands large predators are normally absent, the gigantism of some island forms can be considered as a favorable adaptation in this sense, thus eluding and minimizing the pressure of small predators.

Valverde (1967), in a still little recognized work, estabilishes the basic relationship that unites a predator with its prey. It is explained in a formula, the Prey Desirability Index (Indice de Apentencia):

$$\text{Desirability Index} = \frac{\text{Energy obtained from eating the prey}}{\text{Energy expended in its capture}}$$

It is evident that a small lizard is not a significant prey for a wild cat or a dog. In fact, it is easy to observe in the field how rarely they pay attention to them. The large lizards, on the contrary, have a higher Desirability Index which increases the bigger the animal is and subsequently attract the attention of predators. Therefore it is only on islands where there are no predators that the species acquire sizes larger than normal.

Cases A and B have been developed with the supposition of an absence of predators. What would occur if we introduce carnivores like those just mentioned? In both situations the predators will only concentrate on large lizards, disregarding the smaller ones. By this manner, in the case of A (scaled sizes), they eliminate an insignificant proportion of the population. Consequently, the larger sizes will be depleted but will continuously be replaced. The population is exploited at one extreme without major consequences.

The effect is different in case B. Practically all the gene-pool is accumulated in the larger sizes, such that the predator pressure acts on nearly all the fertile population causing a progressive regression and ultimate extinction.

I believe therefore, that the biological action, continuously exercised by non-native predators introduced by man, is the causal factor of the regression of the large Canarian lacertids.

This hypothesis implies that the large predators arrived with man on the islands, a species that supposedly landed here not earlier than 2000 B.C. (Castro Alfín 1983). A current revision regarding the presence of dogs and other domestic animals in the times of the Guanches has not been carried out. Furthermore some very interesting and relevant canid remains are known (López-Jurado, pers. comm.) that may pre-date man.

Apparently the existence of dogs on Gran Canaria and Tenerife (Zeuner 1959, Diego Cuscoy 1968) has been confirmed, but doubt exists with respect to Gomera and La Palma. Cats were introduced by the Europeans during and after the 15th Century (Maffiote 1916).

The hypothesis explains why *G. stehlini* has not disappeared on Gran Canaria even though predators exist. It also serves to support the idea that the larger sized individuals are scarce, very timid and retiring and, consequently, difficult to observe.

On Gomera, La Palma and Tenerife (case B), the more prolonged action of dogs and, possibly, the sporadic action of man and later of cats would explain the extinction of the large lizards before those of the Island of El Hierro, where dogs and cats have been present only in recent centuries.

Additional remarks

In spite of some authors that cite generally the presence of dogs in all the islands during prehistoric times (Mercer 1980), I have not been able to find any reference in the chronicles of the Conquest, travel logs, archeological documenta-

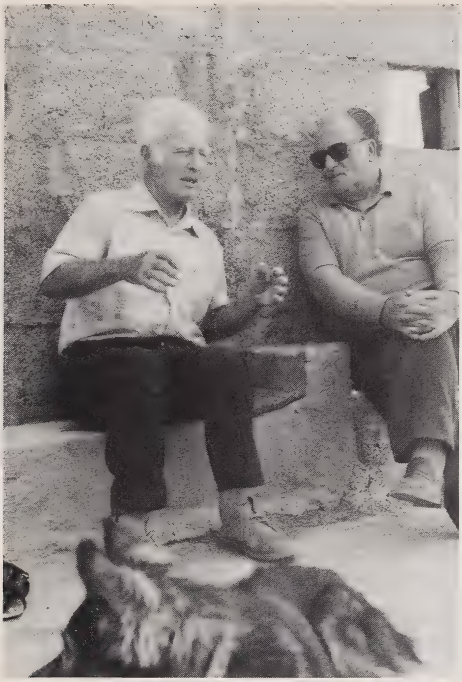


Fig. 4: Mr. Luis Febles (79 years old) explains to a conservancy agent how the first lizard of Gorreta was captured. Photo A. Machado.

tion or data that bear truth to their presence on El Hierro. However, there is documentation of goats, sheep and pigs. This would explain why there was an abundance of large lizards readily seen and that consequently caught the attention of the chaplains of Jean de Bethéncourt in 1404.

The installed people of El Hierro were shepherds practicing little agriculture. The help of dogs had to be important and extensive. Today, there still exists much flock-tending in nearly all parts of the island. Lorenzo Perera (1982), who has extensively addressed these themes, comments that "in the last few years, the insular 'creole dogs' have been substituted by others brought from outside, primarily German sheep dogs and wolf-dogs." (transl.). I have obtained statements of El Golfo inhabitants who recall how the dog (creole) of Petra "la de Guinea" killed no less than 3 large lizards. Guinea is at the foot of the cliff where the lizards live today. Luis Febles (fig. 4), shepherd, (interv. Guinea, Aug. 10, 1984) tells how his dog pointed out a hidden lizard, the first specimen of *Gallotia* aff. *simonyi* that was collected in the Risco de Gorreta, in El Hierro, about 1940. He continues to say that his dog stops and points to only the large lizards in a manner similar to how he points rabbits. His dog does not do this with the small lizards *G. galloti caesaris.*

Definite results have not been published as to whether the Guanches ate lizards. Opinion exists that remains of lizards were found in caves inhabited by Guanches (González & Tejera 1981). More material is available — above all, on the Island of El Hierro — that supports this thesis and the popular saying "the herreño (people of El Hierro) eat lizards" that was cited by Berthelot (1842) and refuted by Verneau (1891). Lorenzo Perera (in Verneau, ed. 1982, note 16) comments, with good criterion, the Berebers eat lizards. Also today, lizards are eaten in zones of Extremadura and Southern Spain (*Lacerta lepida*). Similarly it occurred at Bajamar, Tenerife during the last World War.

It is logical, too, that the aborigines used the natural resources of their environment. The large lizards would be good prey for man. If such a habit was not of normal occurrence, it would seem totally reasonable that during times of famine, which were not rare, they took advantage of this food source. In any case, and as it relates to the discussion here, the pressure of human predation, little specialized, does not seem sufficient cause to explain the decrease of these species, although supporting it.

Note: I like to express my acknowledgment to Marnie E. Knuth and Keith Emmerson for their help with the English translation.

Zusammenfassung

Während die nur fossil bekannte *Lacerta* (*Gallotia*?) *goliath* Mertens, 1942, bis 1,50 m Gesamtlänge erreichen konnte, werden die größten heute lebenden Kanareneidechsen, *Gallotia stehlini* (Schenkel, 1901), 80 cm lang. Die von der Ausrottung bedrohte Hierro-Rieseneidechse, *Gallotia* aff. *simonyi*, erreicht nur etwa 50 cm. Die topotypische Population von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) verschwand in diesem Jahrhundert von dem von ihr bewohnten Felseiland, ebenso wie ein fossiler Verwandter von einer anderen Insel.

Die von früheren Autoren geäußerten Überlegungen und Vorstellungen über das Aussterben bzw. den Rückgang dieser Gruppe von Großlacerten werden kommentiert. Es wird postuliert, daß zur Verringerung zwischenartlicher Konkurrenz die Großeidechsen eine von den sympatrischen kleineren Arten verschiedene Populationsstruktur entwickelten, charakterisiert durch eine Anhäufung von Individuen der oberen Größenklassen (durch schnelleres Wachstum).

Die Konzentration von Genen in größeren Individuen bedeutet eine erhöhte Gefahr der Population durch Räuber, da die großen Eidechsen einen höheren „Beuteappetenz-Index" (Indice de Apetencia sensu José Valverde, 1967) haben als kleinere Exemplare. Im Gegensatz zu Populationen mit einem ausgewogenen Größenklassen-Verhältnis, wo es nur einen kleinen Prozentsatz großer Individuen gibt, kann Prädation auf die Populationen der Rieseneidechsen verheerende Auswirkungen haben.

Die Einbürgerung von (für diese Insellebensräume zu großen) Raubtieren, wie Hunden und Katzen, durch den Menschen, und die gleichfalls gegebene Möglichkeit der Ausbeutung der Großeidechsen-Populationen zur Ernährung der Ureinwohner werden diskutiert, wobei einige zusätzliche historische Argumente die hier vorgestellte Hypothese stützen. Biologische Interaktionen mit vom Menschen eingebürgerten Räubern sind der ursächliche Faktor für den Rückgang der großen Kanareneidechsen.

Resumen

En las Islas Canarias se conocen lagartos gigantes fósiles que llegan a medir hasta 1.50 m. Algunas de las especies vivientes alcanzan tallas de 80 cm, como *Gallotia stehlini* (Schenkel, 1901) y algo menos (50 cm) en el Lagarto Gigante del Hierro (*Gallotia* aff. *simonyi*),

que se encuentra en grave peligro de extinción. *Gallotia simonyi* (Steind. 1889) fue exterminado en época histórica del roque donde habitaba, y formas relacionadas con esta especie se conocen como fósiles en otra isla.

Se comentan las ideas y razones que arguyen otros autores referentes a la extinción o regresión de este grupo de grandes lacértidos, a la vez que se aporta una hipótesis más elaborada. Se postula que, con el objeto de evitar la competencia interespecífica con las especies menores coexistentes, las especies grandes han adoptado una estructura de población diferente, que consiste en la acumulación de indivíduos en las tallas mayores (crecimiento rápido). Al ser su Indice de Apetencia (sensu Valverde 1967) mayor que el de los lagartos menores, la acción de los grandes depredadores se concentra y tiene efectos devastadores en casos como éstos, donde la mayoría de los genes de la población están en las tallas mayores. La predación en poblaciones mejor estructuradas (tallas escalonadas), donde los ejemplares mayores sólo representan una pequeña porción del pool-genético, no pone en peligro de extinción al conjunto de la población.

Se discute la introducción de perros y gatos, por el hombre predadores demasiado grandes para el biota insular, la posibilidad de que los aborígenes de la isla comiesen lagartos, así como otros argumentos históricos que soportan la hipótesis. En consecuencia se considera que la acción biológica contínua ejercida por depredadores alóctonos, introducidos por el hombre, es el factor causante de la regresión de los grandes lacértidos canarios.

References

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25 (8): 289—366.

Acosta Martínez, P. & M. Pellicer Catalán (1976): Excavaciones arqueológicas en la Cueva de la Arena (Barranco Hondo, Tenerife). — Ann. Est. Atlant. 22: 122—184.

Arribas y Sánchez, C. de (1900): A través de las Islas Canarias. — Santa Cruz de Tenerife: Yumar & Benítez.

Báez, M. (1983): Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. — pp. 21—70 in: Instituto des Estudios Canarios: 50 Aniversario (1932—1982). — I. Ciencias.... — Santa Cruz de Tenerife: Instituto Estudios Canarios, 1982.

— & T. Bravo (1983): Sobre la presencia de *Gallotia simonyi* (Reptilia, Lacertidae) en el Roque de Fuera (Tenerife). — Vieraea, 12, 1982 (1—2): 339—348.

—, J.J. Bacallado & Martín (1984): Los reptiles de Canarias: importancia científica y problemática conservacionista. — II Reunión Iberoamer. Cons. Zool. Vert., pp. 84—90.

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria, 1882) en Gran Canaria (Rept. Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 9: 377—380.

Barros, J. dos (1552): Decada primera da Asia do Joao de Barres. Dos feitos que os portugueses fezerao no descubrimento coquista dos mares terras do oriente. — Lisboa, Jorque Rodriguez, 7 hoj. + 207 fols.

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16 (4): 203—214.

Böhme, W. & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11 (1): 39—46.

— & — (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13 (2): 105—111.

Böhme, W., W. Bischoff, H.-K. Nettmann, S. Rykena, & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 157—166.

[Boutier, P. & J. Le Verrier] (1980): Le Canarien, crónicas francesas de la Conquista de Canarias. — Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura de Tenerife [trad. y not. de A. Cioranescu]

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima,* n. sp. de fauna continental extinguida en el Pleistoceno de las Islas Canarias. — Estudios geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada 9 (17): 7—34.

— (1954): Geografía General de las Islas Canarias. Tomo I. — Santa Cruz de Tenerife: Goya ediciones, 410 pp.

— (1978): Yacimientos de Vertebrados fósiles en Canarias. — An. Inst. Est. Can. 16—20: 42—44.

Carlquist, S. (1974): Island Biology. — New York and London: Columbia University Press, 660 pp.

Castro Alfin, D. (1983): Historia de las Islas Canarias. De la prehistoria al descubrimiento. — Madrid: Editoria Nacional, Cultura y Sociedad, 255 pp.

Diego Cuscoy, L. (1968): Los guanches, vida y cultura del primitivo habitante de Tenerife. — Santa Cruz de Tenerife: Publ. Museo Arqueológico 7, 280 pp.

Dunham, A.E. & D. W. Tinkle (1978): Body size in island lizards = a cautionary tale. — Ecology 59 (6): 1230—1238.

Fritsch, K. von (1870): Über die ostatlantischen Inselgruppen. — Ber. senckenb. naturf. Ges. 1870: 72—113.

GaríciaCruz, C.M. & A. Marrero Rodriguez (1979): Sobre la distribución geográfica de los yacimientos de vertebrados fósiles de las Islas Canarias. — Vieraea 8 (1) 1978: 95—106.

Gonzales Anton, R. & A. Tejera Gaspar (1981): Los aborígenes canarios. — Universidad de La Laguna. Secretariado de Publicaciones, Colección Minor 1.

Heatwole, H. (1976): Reptiles ecology. — St. Lucia: University of Queensland Press, Australian Ecology Series, 178 pp.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Kämmer, F. (1982): Beiträge zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira-Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenschwundes in Makaronesien. — Freiburg im Breisgau: 179 pp.

Klemmer, K. (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — pp. 433—456, in Kunkel, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. — Monographia biologica 30; The Hague: W. Junk.

Krüss, J. (1976): The names of the Canary Islands and their verification. pp. 37—65 in Kunkel, G. (ed.): Biogeography and ecology in the Canary Islands. — Monographiae Biologicae 30; The Hague: W. Junk.

Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihrer Verwandten. — Zool. Jb. (Syst.) 28 (1) 81—120.

Lorenzo Perera, M.J. (1982): El ara de sacrificio de Punta Gorda (Costa de Sabinosa, El Hierro), y algunas consideraciones sobre economía, sociedad y vida espiritual prehispánica herreña. — Santa Cruz de Tenerife: Aula de Cultura de Tenerife, Homenaje a Alfonso Trujillo, Arte y Arqueología, T.I. 1982: 831—892.

Mercer, J. (1980): The Canary Islanders. Their prehistory, conquest and survival. — London: Rex Collings, 285 pp.

Mertens, R. (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25 (4/6): 330—339.

Roldan, R. (1968): El hambre en Fuerteventura (1600—1800). — Enciclopedia Canaria, Aula de Cultura de Tenerife, 35 pp.

Salvador, A. (1972): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi*.— Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.) 1971, 69: 317—320.

Steindachner, F. (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. naturh. Mus. Wien 6 (3): 287—306.

Valverde, J.A. (1967): Estructura de una comunidad mediterránea de vertebrados terrestres. — Monog. Est. Biol. Doñana 1, 218 pp.

Verneau, R. (1891): Cinq années de séjour aux Iles Canaries. — Paris: A. Hennuyer, Imprim.-Edit., 509 pp.

— (1982): Cinco años de estancia en las Islas Canarias. — La Orotava: Ediciones J.A.D.L., 1982, [trad. J. A. Delgado, con notas de Manuel J. Lorenzo Perea], 310 pp.

Viera y Clavijo, J. (1772—1783): Noticias de la Historia General de las Islas Canarias. — Santa Cruz de Tenerife: Goya Ediciones, [8 ed. 1982], 2 tomos.

— (1866): Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias o índice alfabético descriptivo de sus tres reinos animal, mineral y vegetal.— Las Palmas de Gran Canaria: La Verdad, i—lxxxi, 344 pp.

Von Buch, L. (1836): Description physique des Iles Canaries, suvie d'une indication des principaux volcans du globe. — Paris: F.G. Levreault, (trad. C. Boulanger).

Zeuner, F.E. (1960): Some domesticated animal from the prehistoric site of Guayadeque, Gran Canaria. — El Museo Canario 65—72: 31—40.

Antonio Machado, Instituto Nacional para la Conservación de Naturaleza, Aptdo 619, Santa Cruz de Tenerife, Tenerife, Islas Canarias.

Bonn. zool. Beitr. | Jg. 36 | H. 3/4 | S. 577—584 | Bonn, Oktober 1985

Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia*

by

R.S. Thorpe, K. Watt & M. Baez

Introduction

In the Canary islands there are, depending on the author, three or four extant nominal species of the endemic genus *Gallotia*, i. e. the large *simonyi* and *stehlini*, the typically 'medium' sized *galloti* and the typically 'small' *atlantica*. Their distribution and differentiation is of interest. Every island and substantial islet is occupied yet the level of sympatry between extant populations is extremely low, that is, the remaining small population of *simonyi simonyi* is sympatric with *galloti* and the population of *stehlini* on Gran Canaria may be sympatric with a small, possibly introduced, population of *atlantica* (Barquín & Martín 1982). Nevertheless the distribution of *atlantica* and *galloti* is completely mutually

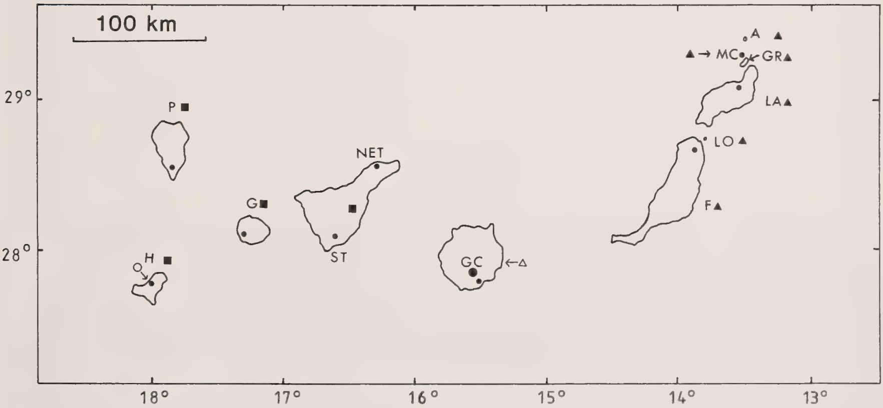


Fig. 1. Distribution of extant populations of *Gallotia* and locality samples. *G. galloti* (solid squares) is widespread in La Palma (P), North East Tenerife (NET), South Tenerife (ST), Gomera (G) and Hierro (H). *G. atlantica* is widespread (solid triangles) in Alegranza (A), Graciosa (GR), Montana Clara (MC), Lanzarote (LA), Lobos (LO) and Fuerteventura (F) and is reported to have a small population (open triangle) on Gran Canaria (GC). The large lizard, *G. stehlini* is widespread on Gran Canaria (solid circle) and a small population of *G. simonyi* still (open circle) exists on Hierro.

exclusive and no island contains more than one species that is widely distributed across the island (Fig. 1). The fact that every island and major islet is occupied and contains one widespread species but no more than 1 widespread species may be due to interspecific competition. We think that it is unlikely that difference in maximum body size between species results in the avoidance of substantial competition as discussed in Arnold (1973). At least these body size differences exist in allopatry and are therefore not likely to be the result of direct character displacement to avoid interspecific competition.

Apart from the information about competition the distribution and differentiation of the species conform to some of the facets of Wilson's (1961) taxon cycle. *G. atlantica* is presumably a 'new species' as it has a widespread, complete, distribution (i. e. all the eastern islands) with relatively little racial differentiation (Thorpe 1985a). *G. galloti* is at a later stage, it has a complete widespread distribution (all the western islands) but with greater racial differentiation (Thorpe 1985a, b, c) whilst *G. simonyi* appears to be at the final stage with a relict extant distribution which is smaller than its previous distribution as indicated by the fossil record (Baez 1982; Hutterer 1985).

It is not clear to what extent this decline in the large lizards is due to natural evolutionary/ecological processes such as a competition with *galloti* and to what extent it is due to the influence of man. Both processes are likely to have contributed and both processes may well interact. For example, it is feasible that mans' activities, such as agriculture, benefit one species (i. e. *galloti*) at the expense of another (i. e. *simonyi*) enabling one species to outcompete the other. Any hypothesis to explain the decline of the large lizards that is based solely on mans' influence founders completely on the fact that on the island most heavily populated by man, Gran Canaria, *stehlini* is widespread and abundant, particularly so where man, his pets and his agriculture are most evident. A complete size range of *stehlini* is found in these areas including many very large, old specimens and this may render some hypotheses unlikely (Machado 1985). It is perhaps significant that *galloti* is not found on this island.

Since *galloti* and *atlantica* are not sympatric one cannot (Thorpe 1979) invoke the biological species concept as a criteria for species recognition. Moreover, some of the obvious diagnostic characters, such as the presence of a masseteric, and difference in maximum body size do not stand up to close examination. In any event, the existence of 'diagnostic' characters does not indicate specific status; subspecies may have diagnostic characters as well. Consequently, there is a *prima facie* case for considering whether the differences between *atlantica* and *galloti* are racial rather than specific.

Arnold (1973) and many subsequent authors treat *stehlini* as a subspecies of *simonyi* but fuller investigation may indicate that it warrants recognition as a separate species (there appear to be clear differences in dentition [Hutterer 1985] and head size). The status of the relationship between *G. simonyi simonyi* and *G. simonyi stehlini* is under review but not considered in this preliminary study.

Linked with this question of species recognition is how much racial variation there is within species compared to the level of differentiatin between species. Also of interest is the phylogenetic relationship between the species, i. e. which two of the three nominal species under consideration are sister taxa. If we take *Psammodromus* as the outgroup (Arnold 1973), the evidence from conventional qualitative characters is contradictory. The shallow supratemporals and neck crease imply that *galloti* and *atlantica* are sister taxa whereas the small dorsal scales and usually clear masseteric imply that *galloti* and *stehlini* are sister taxa (Fig. 2).

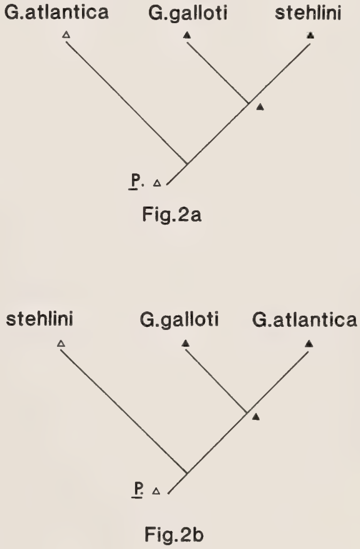


Fig. 2. Some of the alternative cladograms for the genus *Gallotia. atlantica*, *galloti* and *stehlini* are linked in a cladogram which is out-group rooted by *Psammodromus* (P.). Fig. 2a, *galloti* and *stehlini* appear as sister taxa defined by small dorsal scales and usually clear masseteric shield (solid triangle) whilst *atlantica* and the out-group have large dorsal scales and usually no clear masseteric shield (open triangle). Fig. 2b, *galloti* and *atlantica* appear as sister taxa defined by a clear ventral neck crease and shallow supratemporals (solid triangle) whilst *stehlini* and the out-group have no clear neck crease and have deep supratemporals (hollow triangle).

Materials and Methods

In this preliminary analysis of the interspecific relationships no account is given of the colour pattern or of qualitative differences. The numerical analyses are based on 23 quantitative scalation characters and 24 linear body proportions plus snout-vent length (SVL). The 24 linear proportions are adjusted by regression against SVL using the pooled within-group slope /(Thorpe 1976, 1983). For some analyses the SVL was used together with adjusted characters and for other appropriate analyses all 25 linear dimensions were used in unadjusted form.

Every widespread extant form from the main islands was represented by a sample taken from a single locality (Fig. 1). In Tenerife separate samples were taken from north-east and south of the island in light of the distinct differentiation (Bischoff 1982; Baez & Thorpe 1985) of *G. galloti* within this island. This gave 12 'groups' in all, six representing island populations of *atlantica*, five representing the subspecies of *galloti* and one representing *stehlini* from Gran Canaria. The giant Hierro lizard, *G. simonyi* was not represented and there was no outgroup comparison in the quantitative analyses. Sexes were kept separate throughout the study.

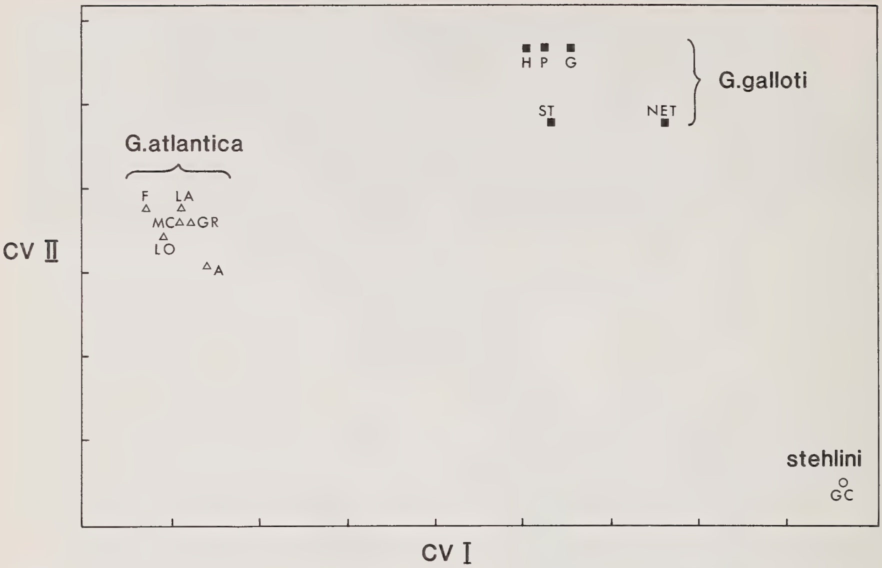


Fig. 3. Canonical analysis of female body proportions. Island locality symbols as for Fig. 1. *G. atlantica* samples are indicated by empty triangles, *G. galloti* samples by solid squares and the *stehlini* sample by an empty circle. Canonical variates (CV I and CV II) express 87 % of the variation and are marked in units of 2 within-group standard deviations.

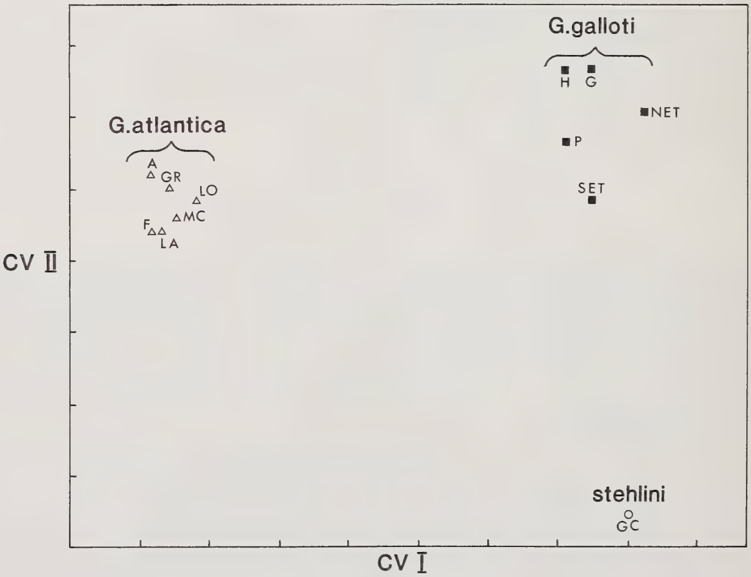


Fig. 4. Canonical analysis of female scalation. Canonical variates I and II express 88 % of the variation. Symbols as for Fig. 3.

Results

The relative similarity was measured by the Mahalonobis D^2 between the 12 groups and was summarized by canonical variate analysis. These methods take into account the within-group covariance between characters (Thorpe 1976, 1983). All canonical analyses, i. e. male body proportions, male scalation, female body proportions (Fig. 3) and female scalation (Fig. 4), show that the populations of *atlantica* form a compact cluster which is widely separated from the compact cluster of *galloti* populations. Similarly, all analyses show that *stehlini* is distinct from the other two species. These results are consistent irrespective of the statistical treatment of the body proportions, i. e. the inclusion or exclusion of snout-vent length and the use of raw or size-adjusted data. The D^2 values (Fig. 5) consistently show that the extent of divergence between species (i. e. *stehlini* and *galloti*) is greater than the divergence between allopatric races and subspecies within the species.

A preliminary numerical phylogenetic analysis was carried out by constructing a Wagner tree based on the range coded (Thorpe 1984) means of the 23 scalation plus 24 adjusted body proportions characters (Fig. 6). Mid-point rooting of this cladogram indicates that *galloti* and *stehlini* are sister taxa and *atlantica* is less closely related.

Discussion

From a phenetic standpoint the three forms considered appear to be good species. There is clearly greater divergence between species than between even the most differentiated races and this is different to the situation found in some other species complexes (Thorpe 1979, Lessios 1981).

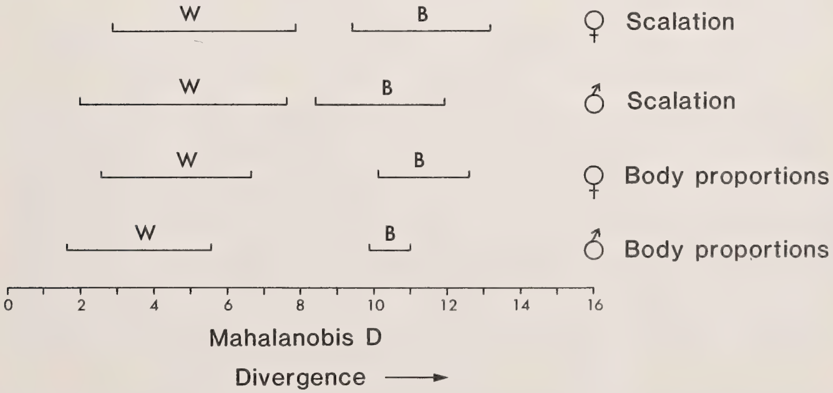


Fig. 5. Divergence within and between species of *Gallotia*. W is the range of racial divergence between island populations within *atlantica* and within *galloti* whilst B is the range of divergence between the species *galloti* and *stehlini*.

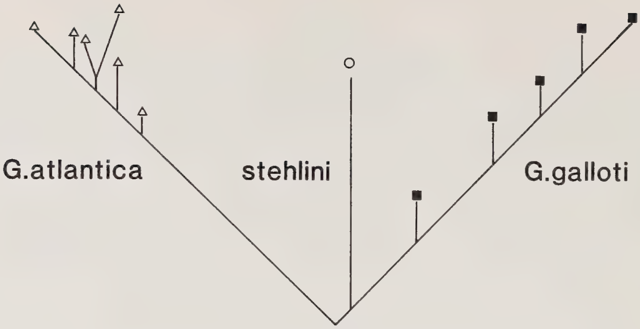


Fig. 6. Cladogram (mid-point rooted Wagner tree). Populations of *atlantica* are symbolised by empty triangles, those of *galloti* by solid squares and that of *stehlini* by an empty circle.

The numerical phylogenetic evidence that *galloti* and *stehlini* are sister taxa must be regarded as equivocal because of the unreliability of the mid point root, particularly when a coding method is used that does not take into account the different evolutionary rates of characters (Thorpe 1984). This point should be resolved when later studies use more appropriate character coding, character selection, a wider range of character types, larger samples and a full compliment of species (i. e. including *simonyi*).

Acknowledgements. This research was funded by two grants from the Royal Society and the Consejo Superior de Investigaciones to R. S. Thorpe for visits to the Jardin Botanico 'Viera y Clavijo', Gran Canaria in 1983 and the Department of Zoology, University of La Laguna in 1984. R. S. Thorpe would like to thank Dr. Bramwell and Dr. Ibañez for the invitation to visit their respective institutions and for their support and would also like to thank the staff of ICONA in the Canary Islands and Madrid for processing the collection permits.

Zusammenfassung

Die Verbreitung und Inkonsistenz einiger konventioneller diagnostischer Merkmale bei zwei rezenten Formen von *Gallotia* (*galloti* und *atlantica*) sind Anlaß zu einer Untersuchung, ob es sich bei diesen um eigenständige Arten handelt. Phylogenetische und multivariate Analysen einer großen Anzahl von Merkmalen der Beschuppung und von Körperproportionen zeigen, daß die Unterschiede zwischen *galloti* und *atlantica* durchgehend größer sind als zwischen Populationen beider Formen; sie sind also „gute" Arten. Es gibt einige, allerdings nicht eindeutige Hinweise darauf, daß es sich bei *galloti* und *stehlini* um Schwesterarten handelt, während *atlantica* mit beiden weniger nah verwandt ist.

Resumen

La distribución geográfica y la inconsecuencia de algunos caracteres diagnósticos convencionales ofrecen a primera vista razones para considerar si dos de las formas existentes de *Gallotia* (*gallotia* y *atlantica*) son buenas especies. Análisis filogenéticos numéricos y de variables múltiples de una gran cantidad de caracteres de las escamas y de dimensiones de cuerpo indican que estas dos formas son buenas especies fenéticas y filogenéticas. La diferencia entre especies es constantemente mayor que la máxima divergencia racial dentro de una especie para las poblaciones estudiadas. Hay unos datos filogenéticos equívocos que indican que *galloti* y *stehlini* son taxa hermanos mientras que *atlantica* tiene un parentesco menos estrecho.

Literature

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genus *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 25 (8): 289—366.

Baez, M. (1982): Consideraciones sobre las caracteristicas zoogeograficas de la fauna de Canarias. — Instituto de Estudios Canarios 50 Aniversario. Aula de Cultura de Exmo. Cabildo Insular de Tenerife, pp. 23—70.

— & R.S. Thorpe ((1985): Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36:

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria, 1882) en Gran Canaria (Rept., Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebr. 9: 377—380.

Bischoff, W. (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Dumeril & Bibron 1939) (Reptilia: Sauria: Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

Hutterer, R. (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Lessios, H.A. (1981): Divergence in allopatry: molecular and morphological differentiation between sea urchins separated by the Isthmus of Panama. — Evolution 35: 618—634.

Machado, A. (1985): Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36: 563—575.

Thorpe, R.S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. — Biol. Rev. 51: 407—452.

— (1979): Multivariate analysis of the population systematics of the ringed snake *N. natrix* (L.). — Proc. R. Soc. Edin. 78B: 1—62.

— (1983): A review of the numerical methods for recognising and analysing racial differentiation. — Numerical Taxonomy: Proc. of NATO ASI series G. (Ecological sciences) No. 1, ed. Felsenstein, J., Berlin, Heidelberg and New York (Springer-Verlag), pp. 404—423.

— (1984): Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. — Evolution 38: 244—255.

— (1985 a): Extent of racial divergence in the eastern Canary Island lizard *Gallotia atlantica*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 507—512.

— (1985 b): Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard *Gallotia galloti*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 529—532.

— (1985 c): Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti*. — Bonn. zool. Beitr. 36: 533—539.

Wilson, E.O. (1961): The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. — Am. Nat. 95: 169—193.

R.S. Thorpe, K. Watt, Department of Zoology, University of Aberdeen, Tillydrone Avenue, Aberdeen, AB9 2TN, Scotland; M. Baez, Department of Zoology, University of La Laguna, Tenerife, Canary Islands.

Bonn. zool. Beitr.	Jg. 36	H. 3/4	S. 585—606	Bonn, Oktober 1985

Conservation status of reptiles in the Canary Islands

by

A. Machado, L.F. López-Jurado & A. Martín

Introduction

On the occasion of the symposium „Herpetologia Canariensis", organized by the Museum Alexander Koenig (Bonn), November 1—3, 1984, we considered it appropriate to present an actual vision of the conservation status of the Canarian herpetofauna. We also feel compelled to do it because of the recent proliferation of endangered species lists and red data books, completed by international organizations (IUCN, Council of Europe, etc). In various cases, these works only compile information previously extant in publications, which are usually not specific on conservation. This gives base to a distorted view of the true status of the species in nature.

In this context, we present an analysis of the conservation status of the Canarian reptiles (marine species excluded) based on our direct field knowledge and gathered throughout several years of work in all islands. Moreover, we do not have any reference of publications that treat this matter in detail. That of Baez & al. (1984), despite the title, only refers to distribution of species and their natural enemies, and does not discuss specific conservational aspects.

Studies on Canarian reptiles

The literature on Canarian reptiles is rich relative to the variety of the fauna and, in particular, to its high endemic level. Thus, many publications attend to descriptions of new taxa, biogeography and the very interesting island evolutionary aspects. There are also general synthetical works like those of Salvador (1984), Klemmer (1976) or Baez (1984). Nevertheless, and as could be stated by the papers presented in the Herpetologia Canariensis Symposium, in recent years a revival of Canarian reptile studies has taken place. This may be due to the development of new fields of study (ethology, captive breeding, reproduction, physiology, etc) or the emergence of modern and more sophisticated techniques (cytogenetic, biochemical) applied to classical theses. Field work has become more specialized and even limited populations on small islets and offshore rocks are being studied (Joger & Bischoff 1983, Martín 1985, Bischoff 1985, etc). Another important branch of study, that will probably grow quickly in the immediate future, is that of fossil species systematics and past distribution.

In this paper we have included a bibliography of Canarian herpetology, convinced that it gives a better idea of what has been achieved and that it will be of help to anyone interested in Canarian reptiles.

Threatened categories

The geographic area examined in this work is the Canary Islands. This signifies that the assigned conservation categories apply only to Canarian populations. Since the majority of cases refer to endemics, these categories are valid at a taxa status. The only exceptions are: *Hemidactylus turcicus*, an alien recently introduced, *Chalcides viridanus* and *Chalcides sexlineatus* which also inhabit Madeira, but were probably introduced by man (Pasteur, 1981 p. 7).

The universally accepted threatened categories of IUCN (vide Honegger 1978; Blas Aritio 1976; Groombridge 1982) are used, but slightly adapted to an archipelago scale. The time gap for trend evaluation is approximately 15 years.

Endangered (E): Taxa in danger of extinction and whose survival is unlikely if the causal factors continue operating. Included are taxa whose numbers have been reduced to a critical level or whose habitats have been so drastically reduced that they are deemed to be in immediate danger of extinction. (We will differentiate, as Ex taxa or populations that are possibly already extinct).

Vulnerable (V): Taxa believed likely to move into the endangered category in the near future if the causal factors continue operating. Included are taxa of which most, or all, the populations are decreasing due to over-exploitation, extensive destruction of habitat or other environmental disturbance; taxa with populations that have been seriously depleted and whose ultimate security is not yet assured; and taxa with populations that are still abundant but are under threat from serious adverse factors throughout their range.

Rare (R): Taxa with small world (Canarian) populations that are not at present endangered or vulnerable but are at risk. These taxa are usually localised within restricted geographical areas or habitats or are thinly scattered over a more extensive range.

Indeterminate (I): Taxa known to be ”endangered”, ”vulnerable” or ”rare” but where there is not enough information to say which of the three categories is appropriate.

Insufficiently known (K): Taxa that are suspected but not definitely known to belong to any of the above categories, because of lack of information.

Not threatened (nt).

Status of reptiles in the Canary Islands

On table I a general list of Canarian reptiles is given and their threatened category symbols are shown for each island, islet or rock, if present.

Gallotia aff. *simonyi*[1] is the only taxon considered endangered. The population on Hierro is restricted to a stock of one hundred specimens living in extreme conditions on a ridge of a cliff face. For a detailed account see Machado (1985).

---

[1] Blas Aritio (1976 p. 50) considers Gran Canarian (!) and Hierro Giant lizards in need of special protection. IUCN Red Data Book (1978) and Council of Europe's threatened amphibians and reptiles list (Honegger 1978: 79) includes only the latter under ”endangered” status.

Table I. Status of reptiles in the Canary Islands.

Fam. GEKKONIDAE	H	s1	s2	G	P	T	r1	r2	C	F	l	L	g	m	a	e
Tarentola d. delalandii (Dum. & Bibron, 1836)		R	R		nt	nt	R	R								
Tarentola boettgeri boettgeri Steind., 1891									nt							
Tarentola b. hierrensis Joger & Bischoff 1983	nt															
Tarentola gomerensis Joger & Bischoff, 1983				G												
Tarentola angustimentalis Steind., 1891									nt	R	nt	nt	R	R	R	V
Hemidactylus turcicus (Linné, 1758)						V			I							
Fam. LACERTIDAE	**H**	**s1**	**s2**	**G**	**P**	**T**	**r1**	**r2**	**C**	**F**	**l**	**L**	**g**	**m**	**a**	**e**
Gallotia simonyi (Steind., 1889)			Ex													
Gallotia aff. *simonyi*	E															
Gallotia stehlini (Schenkel, 1901)									nt							
Gallotia galloti galloti (Oudart, 1839)						nt										
Gallotia galloti eisentrauti Bischoff, 1982						nt	R									
Gallotia galloti insulanagae Martín, 1985								V								
Gallotia galloti palmae (Boett. & Müller, 1914)					nt											
Gallotia galloti gomerae (Boett. & Müller, 1914)				nt												
Gallotia galloti caesaris (Lehrs, 1914)	nt	R														
Gallotia atlantica (Peters & Doria, 1882)									V	nt	nt	nt	V	V	V	?2)
Fam. SCINCIDAE	**H**	**s1**	**s2**	**G**	**P**	**T**	**r1**	**r2**	**C**	**F**	**l**	**L**	**g**	**m**	**a**	**e**
Chalcides viridanus viridanus (Gravenh., 1851)	nt						nt	R								
Chalcides v. coeruleopunctatus Salvador, 1975				nt												
Chalcides sexlineatus Steind., 1891									nt							
Chalcides (polylepis) occidentalis (Steind., 1900)3)										R		I				

SYMBOLS

H = Hierro
s1 = Greater Roque Salmor
s2 = Smaller Roque Salmor
P = Palma
G = Gomera
T = Tenerife
r1 = Roque de Tierra
r2 = Roque de Fuera
C = Gran Canaria
F = Fuerteventura
I = Isla de Lobos
L = Lanzarote
g = Graciosa
m = Mtña. Clara
a = Alegranza
e = Roque Este

2) In the British Museum (Natural History) there are specimens of *Tarentola* and *Gallotia* collected by Hugh B. Cott in the Roque del Este, off Lanzarote (on Sept. 20th 1931, after Vølsoe, 1951). We have been on the rock (March 1976, Sept. 1983) and have not seen lizards.

3) Pasteur (1981) mentions that *occidentalis* may be a valid species.

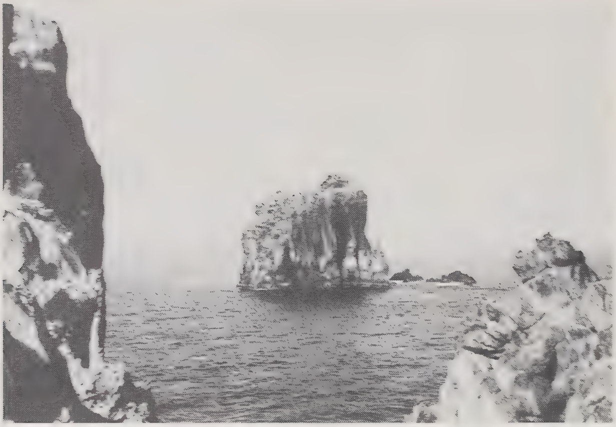


Fig. 1. The "Roque Chico" of Salmor (El Hierro), type locality of the now extinct *Gallotia simonyi*. Photo A. Machado.

The Lizard of Salmor, *G. simonyi* (Steind.), is extinct as confirmed during August 1984. A further record of *G. simonyi* on the Roque de Fuera (Anaga, Tenerife) given by Báez & Bravo (1983) is probably an error (Martín 1985).

All populations inhabiting small islets or rocks offshore have to be classified as 'rare', because of their small size, but deserve extra consideration when those populations have a special taxonomic status, such as *Gallotia galloti insulanagae* Martín, 1985 (endemic to the Roque de Fuera). In this particular case, the present day threat is collecting and therefore the taxon was placed under category 'vulnerable'.

Threat analysis

Habitat reduction

Since man arrived in the Canary Islands (not previous to 2000 B.C., Castro Alfín 1983: 83) many changes have taken place in the insular environment, especially with the development of modern civilization. In general terms, one may conclude that a group of large size reptiles have suffered a strong decline if not extinction (Kämmer 1982, Machado 1985).

However, most of the remaining reptilian fauna has gained an important advantage as the available habitat has increased due to deforestation and increased aridity in vast sectors of the islands (vide Machado 1976, Castro Alfín 1983). Other favourable factors include the establishment of fruit monocultures (vineyards, *Opuntia*, tomatoes, bananas, etc) and the extensive building of stone fences and walls (fig. 2).

In general, habitat reduction is not a real problem for Canarian reptiles today. As suggested above, many lizards and geckos adapt successfully to agricultural

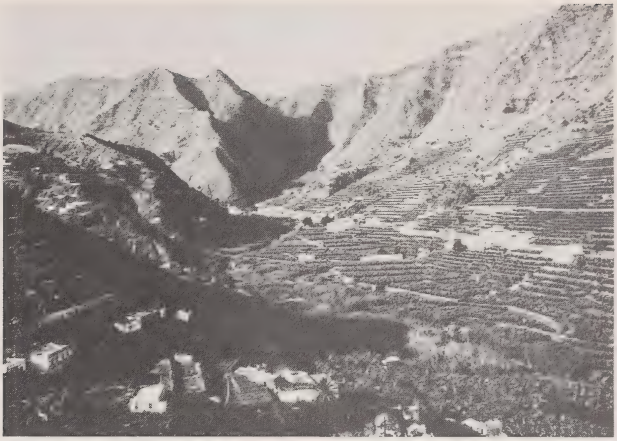


Fig. 2. The cultivated areas in the intermediate zones of some islands may represent a habitat expansion for thermophilic reptiles. Photo I. Sánchez.

systems, and they may even increase, as sometimes occurs with other groups of vertebrates (v. habitat expansion in birds, Vølsoe 1955). Nevertheless, some special cases are worth mentioning.

Hemidactylus established itself in the Barranco de Santos in the surroundings of the municipal market of Santa Cruz (Baez 1979) but it could be threatened if the works of re-development and canalization of the ravine (= barranco) continue.

The Gran Canarian population of *Gallotia atlantica*[4] is restricted to a small area of 2.5 x 1 km, and it is possible that this area may become urbanized.

The small Roque del Este, 11 km off Lanzarote, was used as a target by Spanish Navy and Airforce (see footnote 2) till the sixties. The Defense Department was made aware that the largest Spanish colony of *Falco eleonorae* breeds there. The bombing was subsequently stopped, but there is no guarantee that it will not be resumed.

Killing, trapping and biocides

Country youths amuse themselves by 'fishing' or killing lizards. Catching is done with the help of a long 'balango'[5] (= *Avena barbata* Pott. ex Link) whose stem-tip is transformed into a lasso noose. In addition, catapults, gummy-guns and modern air-rifles, — illegally — are still used, with lizards and birds being their favorite targets. The impact on lizard populations is not very important, but it represents a mischievous behaviour and sets a bad example for young generations.

---

[4] Barquín & Martín (1982) consider it as possibly introduced. On the other hand, *Gallotia stehlini* has been recently observed in Fuerteventura (Tiscamanita, F. Domínguez, 1984 pers. comm.) associated with cane-bundles brought for use in tomato-fields from Gran Canaria.

[5] The same practice is done in Madeira, and called 'balanco' (Sarmento, A.A., 1984: Vertebrados da Madeira, vol. 1, Funchal., p. 244)

Lizards may achieve very high densities and cause considerable economic damage to vineyards, tomatoes and, on a lesser scale, to strawberries and market garden plant seedlings. In the past farmers used tobacco to poison lizards (Viera y Clavijo 1886); more recently, after the use of strychnine sulphate was prohibited, farmers turned to killing them with Fosferno (abandoned), Lannate (extensive), and Furadan and Nemacur (starting), which are products commonly used as fungicides or nematocides in the banana plantations.

The biocide is mixed with tomato or ripe bananas and its effect on the reptiles is almost instantaneous because of it's very high toxicity[6)]. It's effect may easily extend to birds and other animals (including dogs). One of us (López-Jurado) recorded more than 2000 lizards killed during one tomato crop in a plantation of 5—6 hectares in southern Gran Canaria. In the same area he has placed bait (tomato + Lannate) at 15 spots and collected 92 lizards (87 dead) and 1 skink.

Big plastic bags (fertilizer packets) and deep tin-cans (fig. 3) with bait, water, or oil, are hung or fixed on the boundary walls of fields. Lizards fall inside, sometimes in huge quantities. Tello Marquina (1979) collected 50 specimens in a bag, in six hours. Afterwards they are burried or burned (!). When heavy damage occurs[7)] children may be paid for bringing in dead lizards.

These practices, even though not sufficiently controlled, do not threaten any reptilian taxa and may be regarded as a counterbalance of population explosions due to agriculture activity. However, the use of the mentioned biocides has, in many cases, severe adverse consequences on other species, mainly birds (blackbirds, chiff-chaffs, warblers, etc) and their use should be avoided.

The Regional Agriculture Centre (CRIDA XI) did research to find mechanical, biological and nature-compatible methods to control lizard plagues (Tello Marquina, op.c.) but the project was cancelled before any satisfactory results were obtained.

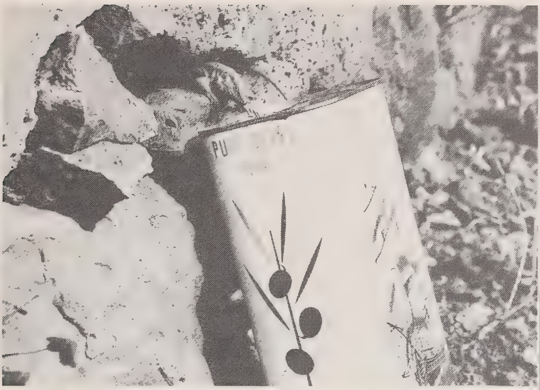
Introduced species

Natural predators of reptiles in the Canary Islands are kestrels (very efficient), buzzard, shrikes, stonecurlews, ravens, choughs, hoopoes (Pérez Padrón, pers. comm.), Barn and Long-eared owls (these latter two mainly on geckos), and shrews. Dogs, cats, rats and, to a lesser scale, hedgehogs also catch reptiles. The

---

6) Active agents are *Ethylparation* for Fosferno, *Methomyl* for Lannate, *Carbofurane* for Furadan and *Fenamifos* for Nemacur. Letal oral dosis of commercial product for male rats are: 26 mg/Kg, 113—160 mg/Kg, 23—40 mg/Kg and 32—47 mg/Kg respectively (based on data from Worthing, 1979).

7) Economic loss of 30 % of production in tomato, vegetable and ornamental seedlings; 40 % in vineyards in Tenerife (DIARIO DE LAS PALMAS, January 21, 1979: "Lucha contra los lagartos").



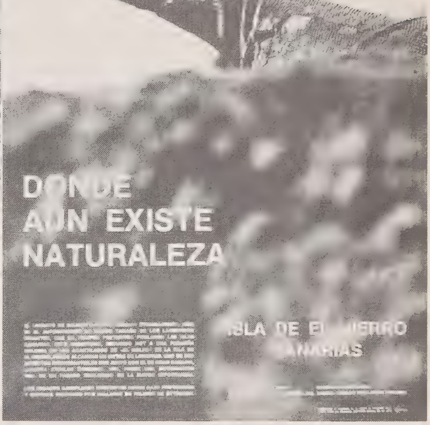


Fig. 3. Tin cans used as lizard traps to control populations in cultivated fields. Photo C. Hernández-Rubio.

Fig. 4. Conservation poster (40 x 30 cm), produced by the Union of Insular Councils. Its message means "El Hierro, where there still is Nature". In smaller text information on the status of *Gallotia simonyi* and its importance to science is given.

importance of predation by the latter mentioned species is low on small reptiles but, as postulated by Machado (1985), could have been the reason for the decline of the large lizards. Fortunately, snakes have not been introduced into the archipelago. If this was the case, considerable impact on reptiles by competition and/or predation would be expected. Competition between goats and rabbits with herbivorous reptiles is of importance only at specific sites.

Collecting and trade

The extinction of *Gallotia simonyi* on its only confirmed locality (smaller Roque de Salmor) was due to overcollection, mainly for scientific purposes but also for commercial interest, and occurred in a period of only 42 years. This threat still exists for all species populations living in reduced zones, like islets or rocks offshore, and it is magnified by their taxonomical status. At present many collectors concentrate on endemics or any type of 'singularity' (v. Compte Sart 1977), as keeping reptiles as pets is an increasing hobby in Europe.

Collecting for science or for other reasons is regulated by law, as discussed below, but not everybody applies for a license, and control on remote sites remains difficult.

Trade in Canarian reptiles is nowadays strictly regulated and practically prohibited. The Department of Commerce (and in many cases, foreign authorities) will ask for an ICONA[8)] license, before giving the export/import permit. Some authorized consignments of lizards and frogs were sent from Gran Canaria in 1979, but a strong controversy arose in the public media, and therefore the activity was halted.

Superstition

Townspeople in the Canaries are now much more aware of lizards, in particular, due to the Giant lizard of Hierro, which has become a symbol of conservation (fig. 4). In the country, however, reptiles are just noxious animals ('bichos'), and many women do become very afraid of them, placing poison around their houses.

Geckos still suffer from superstition. Some people believe they can spit or urinate in one's eye causing loss of vision. In northern Gomera (Alonso Herrera, pers. comm.) it is seen as a very dangerous animal. They are considered to like milk and therefore they enter nursing babies' mouths as they sleep, producing asphyxia. Babies are watched and parents may place chewed tobacco at their side to prevent the geckos. When they catch one, they put some tobacco in its mouth, causing a rapid death.

On the contrary, skinks are treated with respect. An elderly person told us (Fuerteventura) that people used to put a living skink inside a piece of cane and keep it hanging around their neck, thinking it was good remedy for coughs and asthma. Sarmento (1948, p. 239) describes a similar practice from Madeira, using *Lacerta dugesi* M. Edw. On Gomera, the skink was placed alive under the hat and carried along to cure headaches, dandruff and to prevent lice. Mr Florencio Fumero, who was was a forest ranger at Vilaflor, Tenerife (died May 1982), did live with a skink permanently in his hat; it should be good for the health.

Legal protection

Spain's first protected animal species list was established by the Decree 2573/1973 of October, 5th. It covered 7 mammals, 44 birds and 3 reptiles (chamaleon and two landturtles). Later, by the Royal Decree 3181/1980 of December, 30th, a much stronger regulation was approved, and the list of strictly protected fauna species greatly increased, following the philosophy of the Convention for the Protection of Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention).

In all Spanish territory, the hunting, capture, tenancy, traffic, commerce and exportation of the fauna species listed is prohibited, as is the collecting of eggs or young. The preparation and commerce of stuffed specimens is also prohibited.

In addition, regulations governing collection for scientific, conservation, cultural or educational purposes are given. Under special circumstances, temporary capture or hunting of protected species can be authorized to prevent damage to other species, crops, property, health or public safety. The export of living protected animals or their eggs can be allowed only when reintroduction projects in other countries are involved.

The following reptiles[9] inhabiting the Canary Islands are protected:

'Salamanquesa costera'	*Hemidactylus turcicus*
'Salamanquesa común'	*Tarentola mauritanica*
'Salamanquesa canaria'	*Tarentola delalandii*
'Lagarto de Haría'	*Lacerta atlantica*
'Lagarto gigante de Hierro'	*Lacerta simonyi*
'Lagarto canarión'	*Lacerta stehlini*
'Lagarto tizón'	*Lacerta galloti*
'Eslizón canario'	*Chalcides viridanus*

These are the names that appear in the Royal decree. Spain's authorities probably followed nomenclature established by Salvador (1974) in his field guide (except for *T. delalandii,* which is correctly named as "perinquén"). The list is obviously not consistent with recent nomenclatorial changes and has to be updated. It establishes at least some Spanish official common names for the Canarian reptiles. We do not discuss if they are the most appropiate. On Table II

Table II. Local names of reptiles in the Canary Islands.

barbazul	adult male lizard, Palma
bocinegro	adult male lizard, southern Tenerife
bocín	adult male lizard, southern Tenerife
barbolete	adult male lizard, Palma
cacharón	adult male lizard, NW Palma
cacheros	adult male lizard, La Gomera
lagartija	skink, Gran Canaria
lagartija de la Virgen	skink, southern Gomera
lagartija	small or striped lizards, Palma, Tenerife
lagartijo	common lizard, Hierro
lagarto	giant lizard, Hierro
lebrancho	big lizard (applied to other animals too)
lisa	skinks, western islands
lisneja	skink, Fuerteventura
mero (merito)	black male Hierro common lizard
paperos	adult male lizard, Palma
papazules	adult male lizard, Palma
pen(r)inqué	geckos, Gran Canaria
perenquén*	geckos, Tenerife, Hierro and eastern islands
pijina	juvenile lizard, southern Tenerife
pracan	geckos, Gomera
rayada	female lizard, central Gomera
rolisa	skink, northern Gomera
salamandra	geckos, Palma
tijita	juvenile lizard, Tenerife and Palma
tizo (tizón)	adult male lizard, northern and SE Tenerife
verdino (verdín)	adult male lizard, Tenerife

* Following Wölfel (1965, p. 661) this term should be considered as an aboriginal word.

---

8) ICONA is the Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, an autonomous body inside the Department for Agriculture, Fisheries and Food, governed by a Director General.

9) All marine turtles found in Canarian waters are listed, but we are not considering the sea environment in this paper. For further information on turtles, see Brito Hernández (1982) or López Jurado et al. (1983).

a list of local names compiled by us is given. It shows a great variety and lack of uniformity in denominations.

The Bern convention was signed by the Spanish State (19 Sep. 1979) but has not yet been ratified (Aug. 1985). Regarding land reptiles, *Lacerta simonyi* is included in Appendix II of strictly protected species (no exploitation). Under Appendix III (protected fauna species) all reptiles not included in Appendix II are considered. This last category implies that legislative and administrative measures shall be taken to ensure the protection of these wild species, by regulating any type of exploitation.

The Royal decree which stays in force, is related to the Hunting law of 1970, whose orientation is more towards the hunting activity than to protection of wild species. A General law for conservation of nature is being prepared at present. In this context, an international instrument like the Bern convention, becoming domestic law when ratified, would be of great value.

Apart from Spanish law, there is again a special case with *Gallotia simonyi*, which has been listed as an endangered species by the United States Fish and Wildlife Service (Federal register on February 29, 1984) under the provisions of the Endangered species act of 1973. This declares it illegal for any person subject to the jurisdiction of the United States to take, import or export, possess, carry or conduct any commerce with that lizard.

None of the Canarian reptiles are included in the Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora (C.I.T.E.S.).

Habitat protection overview

The Canary Islands have a high number of protected areas, in accordance with the richness and singularity of its biota. We consider it of interest to give a broad view of these areas (see fig. 6) and the protection of habitat for reptiles.

TEIDE NATIONAL PARK: Established by decree in 1954 and reestablished by law in 1981; volcanic region (fig. 5) with high mountain shrub vegetation in the middle and upper parts of the island of Tenerife (between 2,000 and 3,717 m altitude). Extension 13,500 hectares; four permanent rangers in the field. *Gallotia galloti eisentrauti* is abundant; few geckos and skinks have been seen.

CALDERA DE TABURIENTE NATIONAL PARK in La Palma, established by decree in 1954 and reestablished by law in 1981. Deep depression ranging from 300 to 2,423 m altitude. Covers 4690 hectares mainly of Canary pine forest. Two permanent rangers in the field. Lizards in general uncommon; geckos scarce.

GARAJONAY NATIONAL PARK: Established by law in 1981. Central forested ("laurisilva") region of Gomera (between 700 and 1,487 m altitude). Extension 3,984 hectares; nine permanent rangers in the field. Some lizards, skinks and geckos in the southern part of the park, locally common.

TIMANFAYA NATIONAL PARK: Established by law in 1974 and reestablished in 1981. Covers 5,107 hectares of historic lava flows on Lanzarote. Two permanent rangers in the field. Lizards restricted to kipukas.

EL CANAL Y LOS TILES MAN AND BIOSPHERE RESERVE: Declared by decree in 1984 in the island of La Palma. Sector of deep ravine between 250 and 1,400 m

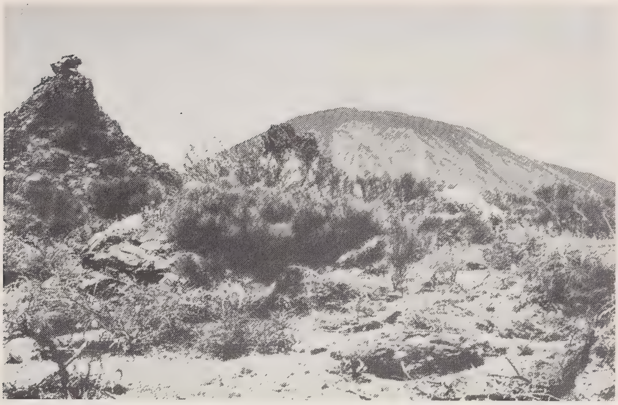


Fig. 5. Habitat of *Gallotia galloti eisentrauti*, a common species in Teide National Park. Photo A. Machado.

altitude with 511 hectares of laurisilva and pine forest; property of ICONA; one permanent ranger in the field. Lizards scarce, only in upper parts.

DUNAS DE CORRALEJO E ISLA DE LOBOS NATURAL PARK: Established by decree in 1983. Embraces 2,482 hectares of a dune system and a small volcanic island with xerophytic vegetation. Highest point at 127 m; one permanent ranger in the field. Lizards and geckos common in Lobos, but less common in the dunes at Corralejo.

MASPALOMAS NATURE SITE: Has a provisional protection status due to Royal decree 1741 of June 25, 1982. No permanent ranger in the field. 328 hectares of coastal dunes with palms and *Tamarix* vegetation. Very interesting lizard population; skinks and geckos occasional.

The site where *Gallotia* aff. *simonyi* survives in Hierro falls inside a public forest — under ICONA's tutelage — and access has been prohibited since 1975. Permanent vigilance from outside is maintained. However, a project for the declaration of the whole zone including the Roques de Salmor is under administrative process and ready for public hearing. This future Strict Reserve ("Reserva Integral") will probably join the Biogenetic Reserves Network of the Council of Europe.

Action for the future

The situation of the Canarian reptile fauna is not as dangerous as that of other vertebrate groups, or even plants. Actions will be taken in the immediate future to try to recover Hierro's Giant lizard from its extremely endangered status, and its biotope is in the process of being declared a Strict Nature Reserve. Legislation will be actualized soon, and natural habitat protection is entering the general process of land use planning10).

---

10) The Land Use Act, presently under consideration, incorporates "Planes Especiales de Protección y Catalogación de Espacios Naturales" (= Special Plans for the Protection and Catalogueing of Naturales Sites) for all islands except Gran Canaria.

Nevertheless, even being optimistic, there are still some other points that deserve attention.

— Educational material on reptiles' role in nature should be prepared not only for school children, but in particular for people in the country.

— New methods for controlling lizard plagues must be applied, stopping the actual and illegal use of strong biocides.

— Any localized reptile population that is somehow singular, should be studied, delimited and, if necessary, protection of its habitat should be sought.

— A Strict Nature Reserve embracing the non-inhabited rocks and islets north of Lanzarote (Roque del Este, Roque del Infierno, Montaña Clara and Alegranza) should be promoted. The same is valid for both Roques de Anaga, off Tenerife.

— Collection of reptiles in small rocks and islets should be strictly controlled to prevent decimation of vulnerable and rare populations.

— A solution for pet-keepers' interests could be found by regulating some form of farming their product, or taking advantage of special cases (plagues, etc).

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wird der Schutzstatus der landlebenden Reptilien der Kanarischen Inseln analysiert, basierend auf den Freilanderfahrungen der Verfasser. Zur Beurteilung der Arten werden IUCN Kategorien verwendet. Kritische Arten sowie die Reptilienpopulationen beeinflussenden Faktoren werden erörtert. Letztere beinhalten Habitatveränderungen, das Töten, Abfangen oder Vergiften aus wirtschaftlichen Gründen oder aus Aberglauben, das Sammeln und den Einfluß eingeführter Arten. *Gallotia* aff. *simonyi* ist das einzige als „bedroht" eingestufte Taxon, allerdings werden die meisten Reptilienpopulationen auf Felsen oder Inselchen als „gefährdet" angesehen. Bisher vorliegende Studien über kanarische Echsen werden kommentiert, und eine Bibliographie der bisher veröffentlichten Arbeiten wird als Appendix beigefügt. Außerdem werden gesetzliche Bestimmungen, national und international, diskutiert. Soweit es den Schutz der Reptilien betrifft, werden die kanarischen Naturparke und Reservate erwähnt. Aktuelle Schutzprogramme werden kurz erläutert und Vorschläge für zukünftige Aktionen gemacht.

Resumen

En este trabajo se presenta un análisis del estado de conservación de la fauna de reptiles terrestres de las Islas Canarias (España) basado en la experiencia de campo de los autores. Se utilizan las categorías de conservación de la UICN y se discuten las especies críticas y los principales factores de amenaza que afectan a las poblaciones. Entre éstos se tratan las alteraciones del habitat, caza, trampeo y biocidas, especies introducidas, coleccionismo, comercio y supersticiones. El Lagarto gigante de El Hierro (*Gallotia* aff. *simonyi*) es el único taxon que se considera amenazado de extinción, y la mayoría de las poblaciones de reptiles de roques e islotes figuran bajo la categoría de vulnerables o raros. Se comentan en general los estudios existentes sobre reptiles de Canarias y se aporta una bibliografía prácticamente completa sobre Herpetología Canaria. Asimismo se incluye

una lista de nombres locales de los reptiles terrestres y se discuten las disposiciones legales, tanto nacionales como internacionales, que afectan a su conservación. También se expone una panorámica de la protección de habitat para reptiles obtenida en la red canaria de parques y reservas naturales. Por último se comentan sucíntamente los programas de conservación actualmente en marcha y se aportan algunas sugerencias para acciones en el futuro.

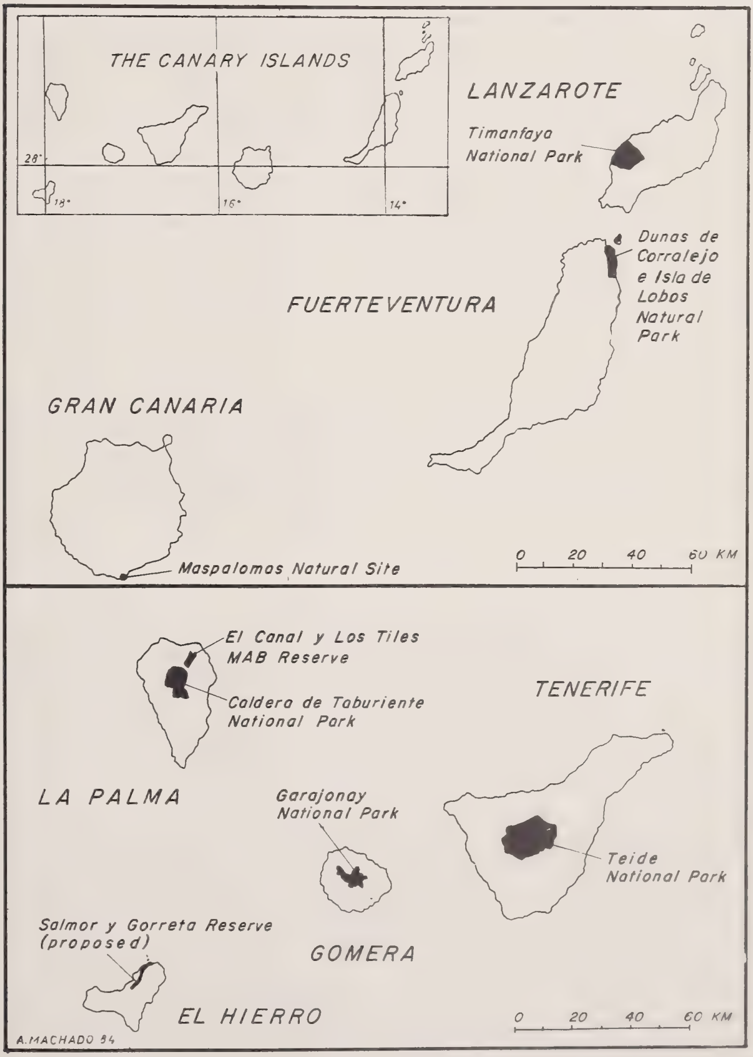

THE CANARY ISLANDS
28°
18°
16°
14°
LANZAROTE
Timanfaya National Park
Dunas de Corralejo e Isla de Lobos Natural Park
FUERTEVENTURA
GRAN CANARIA
Maspalomos Natural Site
0 20 40 60 KM
El Canal y Los Tiles MAB Reserve
Caldera de Taburiente National Park
TENERIFE
LA PALMA
Garajonay National Park
Teide National Park
Salmor y Gorreta Reserve (proposed)
GOMERA
EL HIERRO
0 20 40 60 KM
A.MACHADO 84

Fig. 6. National Parks and Reserves in the Canary Islands.

References
(only non-herpetological, others included in the Appendix)

Castro Alfin, D. (1983): Historia de las Islas Canarias. De la prehistoria al descubrimiento. — Madrid: Editora Nacional, Cultura y Sociedad, 255 pp.

Honegger, R.E. (1987): Amphibiens et reptiles menacés en Europe. — Strasbourg: Conseil de l'Europe, Collection sauvegarde de la Nature 15, 127 pp.

Machado, A. (1976): Introduction to a faunal study of the Canary Islands' laurisilva, with special reference to the groundbeetles. XII, pp. 347—411 in G. Kunkel: Biogeography and ecology in the Canary Islands. Monographia Biologicae 30, The Hague.

Sarmento, A.A. (1984): Vertebrados da Madeira. 1. Volume (Mamíferos — Aves — Répteis — Batráquios). — Funchal: (2 ed.), Junta Geral do Distrito Autónomo do Funchal, 317 pp.

Vølsoe, H. (1951): The breeding birds of the Canary Islands. I. Introduction and synopsis of the species. — Vidensk. Medd. fra Dansk. naturh. Foren. 113: 1—153.

— (1955): The breeding birds of the Canary Islands. II. Origin and history of the Canarian avifauna. — Vidensk. Medd. fra Dansk. naturh. Foren. 111: 117—178.

Wölfel, D.J. (1965): Monumenta Linguae Canariae. Die Kanarischen Sprachdenkmäler. Eine Studie zur Vor- und Frühgeschichte Weißafrikas. — Graz: Akademische Druck u. Verlagsanstalt, 928 pp., 8 Karten.

Worthing, Ch., ed. (1979): The pesticide manual. — London: British Crop Protection Council, 655 pp.

Antonio Machado, Instituto Nacional para la Conservación de Naturaleza, Aptdo 619, Santa Cruz de Tenerife. — Luis Felipe López-Jurado, Departamento de Biología, Colegio Universitario de Las Palmas. — Aurelio Martín, Departamento de Zoología, Universidad de La Laguna, Islas Canarias.

Appendix
A bibliography of the reptile and amphibian fauna of the Canary Islands

(compiled with the assistance of J. Díaz de Castro, Las Palmas, and supplemented by the editor).

Acosta Martínez, P. & M. Pellicer Catalán (1976): Excavaciones arqueológicas en la Cueva de la Arena (Barranco Hondo, Tenerife). — Ann. Est. Atlant. 22: 122—184.

Ahl, E. (1925): Über eine ausgestorbene Riesenschildkröte der Insel Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 77 A (4): 575—580.

— (1928): Über einen weiteren Fund von *Testudo burchardi* E. Ahl aus Teneriffa. — 2, pp. 445—447 in Burchard, O. & Ahl, E. „Neue Funde von Riesen-Landschildkröten aus Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 79 A (4), 1927: 439—447.

Altmann, W. (1985): Über die Haltung und Fortpflanzung des Kanarenskinkes, *Chalcides viridianus* (Gravenhorst, 1851). — Sauria 7 (1): 25—26.

Arnold, E.N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). — Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool). 25 (8): 289—366.

Báez, M. (1977): Los reptiles de las Islas Canarias. — Aguayro 93: 3pp., 1 fig., 2 mapas.

— (1979): Sobre la presencia de *Hemidactylus turcicus* en Tenerife (Islas Canarias) (Rept., Gekkonidae). — Bol. Est. Centr. Ecología 8 (15): 77—78.

— (1983): Consideraciones sobre las características zoogeográficas de la fauna de Canarias. — pp. 21—70 in: Instituto de Estudios Canarios: 50 Aniversario (1932—1982). — I. Ciencias... — Santa Cruz de Tenerife: Instituto de Estudios Canarios, 1982.

— (1983): Poblamiento animal de las Islas Canarias. — pp. 25—84 in Báez, M. et al.: Canarias, origen y poblamiento. — S/C de Tenerife: Circulo de Estudios Sociales de Canarias.

— (1984): Anfibios y reptiles. — pp. 259—273 in: Fauna (marina y terrestre) del Archipiélago Canario. — Edirca, S.L. (Las Palmas de Gran Canaria).

— (1985): Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. 36: 557—562.

— & T. Bravo (1983): Sobre la presencia de *Gallotia simonyi* (Reptilia, Lacertidae) en el Roque de Fuera (Tenerife). — Vieraea 12, (1—2): 339—348.

—, J.J. Bacallado & A. Martín (1984): Los reptiles de Canarias: importancia científica y problemática conservacionista. — II Reunión Iberoamer. Cons. Zool. Vert., pp. 84—90.

— & R.S. Thorpe (1985): Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 513—515.

Barquín Diez, E. & W. Wildpret de la Torre (1975): Diseminación de plantas canarias. Datos iniciales. — Vieraea 5 (1—2): 38—60.

Barquín, J. & A. Martín (1982): Sobre la presencia de *Gallotia* (= *Lacerta*) *atlantica* (Peters y Doria, 1882) en Gran Canaria (Rept., Lacertidae). — Doñana, Acta Vertebrata 9: 377—380.

Blas Aritio, L. (1976): El libro rojo de la fauna española. — Madrid: Incafo, 191 pp.

Bedriaga, J.V. (1886): Beiträge zur Kenntnis der Lacertidenfamilie. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., 14, 1888 [1886]: 427 pp., 1 Tafel.

Bertin, L. (1945): La faune herpétologique des Iles Atlantiques dans ses rapports avec la paléogéographie de ces archipels. — C. R. somm. Séanc. Soc. Biogéogr. 20 (167/168), 1943: 1—3.

— (1946): Le Peuplement des îles Atlantides en vertébrés hétérothermes. — pp. 87—107 in: Contribution a l'étude du peuplement des îles Atlantides. — Société de Biogéographie, Mem. 8, 1 cart., 3 tabl.

Bings, W. (1980): Herpetologische Studien auf Teneriffa (Kanarische Inseln). — Salamandra 16 (4): 203—214.

— (1985): Zur früheren Verbreitung von *Gallotia simonyi* auf Hierro, mit Vorschlägen zur Wiederansiedlung. — Bonn. zool. Beitr. 36: 417—427.

Bischoff, W. (1969): Lacertenbastarde. — Aquar. Terrar. 8: 262—265.

— (1971): *Lacerta g. galloti* Duméril & Bibron 1839, die Eidechse von Teneriffa. — Aquar. Terrar. 18 (9): 308—311.

— (1973): Einiges zur Winterruhe bei Lacerten. — Aquar. Terrar. 20: 350—351.

— (1973): Über eine bemerkenswerte Verhaltensweise von *Lacerta simonyi stehlini.* — Aquarien und Terrarien 20: 278—279.

— (1974): Beobachtungen bei der Pflege von *Lacerta simonyi stehlini* (Sauria, Lacertidae). — Salamandra 10 (3/4): 93—103.

— (1981): Freiland- und Terrarienbeobachtungen an der Omaneidechse, *Lacerta jayakari* BOULENGER, 1887 (Reptilia: Sauria: Lacertidae). — Zeitsch. Kölner Zoo 24 (4): 135—143.

— (1982): Die innerartliche Gliederung von *Gallotia galloti* (Duméril & Bibron 1839) (Reptilia: Sauria, Lacertidae) auf Teneriffa, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 33 (2—4): 363—382.

— (1984): Bemerkungen über die endemische Echsenfauna der Kanarischen Inseln. — Sauria 6 (2): 5—11.

— (1985): Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882) (Lacertidae). — Bonn. zool. Beitr. 36: 489—506.

— (1985): Die Herpetofauna der Kanarischen Inseln I—VI. — herpetofauna (Weinstadt) 7 (34): 11—22; (35): 27—34; (36): 13—21; (37): 15—24; (38): — ; (39): —.

— (1985): Vorläufige Beschreibung der Eidechse der Kanareninsel Fuerteventura als *Gallotia atlantica mahoratae* ssp. n. (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 21 (1): 46—54.

—, H.K. Nettmann, & S. Rykena (1979): Ergebnisse einer herpetologischen Exkursion nach Hierro, Kanarische Inseln. — Salamandra 15 (3): 158—175.

— & P. v. d. Elzen (1982): *Lacerta jayakari* Boulenger. — Suppl. Rev. franç Aquariol. Herpetol. 2 (82), Fiche 234.

Boettger, C.R. & L. Müller (1914): Preliminary notes on the local races of some canarian lizards. — Ann. Mag. nat. Hist. (8) 14: 67—78.

Böhme, W. (1971): Über das Stachelepithel am Hemipenis lacertider Eidechsen und seine systematische Bedeutung. — Z. zool. Syst. Evolforsch. 9: 187—223.

— & W. Bings (1975): Zur Frage des Überlebens von *Lacerta s. simonyi* Steindachner (Sauria: Lacertidae). — Salamandra 11 (1): 39—46.

— & — (1977): Nachträge zur Kenntnis der kanarischen Rieseneidechsen (*Lacerta simonyi*-Gruppe) (Reptilia, Sauria, Lacertidae). — Salamandra 13 (2): 105—111.

— & W. Bischoff (1976): Das Paarungsverhalten der kanarischen Eidechsen (Sauria, Lacertidae) als systematisches Merkmal. — Salamandra 12 (3): 109—119.

—, —, H.-K. Nettmann, S. Rykena, & J. Freundlich (1981): Nachweis von *Gallotia simonyi* (Steindachner, 1889) (Reptilia: Lacertidae) aus einer frühmittelalterlichen Fundschicht auf Hierro, Kanarische Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 32 (1—2): 157—166.

—, R. Hutterer & W. Bings (1985): Die Stimme der Lacertidae, speziell der Kanareneidechsen (Reptilia: Sauria). — Bonn. zool. Beitr. 36: 337—354.

Bory de St.-Vincent, J.B.G.M. (1803): Essais sur les Isles Fortunées et l'antique Atlantide, ou précis de l'histoire générale de l'Archipel des Canaries. — Paris: Baudouin, Germinal an XI [i-viii], + 522 pp., 7 pls.

Böttger, O. (1874): Reptilien von Marocco und von den Canarischen Inseln. II. Übersicht der von dem Herrn Dr. C. von Fritsch i. J. 1863, von den Herren Dr. Fr. Noll und Dr. Grenacher im Jahre 1871 und von den Herren Dr. C. von Fritsch und Dr. J.J. Rein im Jahre 1872 auf den Canaren gesammelten Reptilien. — Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 9, 1873: 121—191.

— (1883): Katalog der Reptilien-Sammlung im Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt am Main. — Frankfurt am Main: Knauer, X, 140 S.

Boulenger, G.A. (1885): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). — Second edition. — Volume 1: Gekkonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. — London, British Museum (Natural History), xii, 436 pp., 32 pl.

— (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), Ed. 2, Vol. 3. — London, 575 pp., 39 pl.

— (1890): On the varieties of *Chalcides ocellatus*, Forsk. — Ann. Mag. nat. Hist. (6) 5: 444—445.

— (1891): On Simony's Lizard, *Lacerta simonyi.* — Proc. zool. Soc. London, 1891 (13): 201—202.

— (1892): On newly discovered East-African chameleons, with remarks on some other reptiles described by Dr. Steindachner. — Ann. Mag. nat. Hist. 9 (6): 72—74.

— (1920): Monograph of the Lacertidae. Volume I. — London: Trust. Brit. Museum, x, 352 pp.

Boulenger, E.G. (1920): On some lizards of the genus *Chalcides.* — Proc. zool. Soc. Lond., 1920 (1): 77—83.

Bravo, T. (1953): *Lacerta maxima* n. sp., de la fauna continental extinguida en el Pleistoceno des las Islas Canarias. — Estudios geol. Inst. Invest. geol. Lucas Mallada 9 (17): 7—34.

— (1954): Geografía General de las Islas Canarias. Tomo I. — Santa Cruz de Tenerife: Goya ediciones, 410 pp.

— (1964): Geografía General de las Islas Canarias. Tomo II. Gran Canaria, Fuerteventura, Lanzarote. — Santa Cruz de Tenerife: Goya Ediciones, 592 pp.

— (1978): Yacimientos de Vertebrados fósiles en Canarias. — An. Inst. Est. Can. 16—20: 42—44.

Brito Hernández, A. & T. Cruz Simó (1982): Tortugas marinas en Canarias. — Vieraea 11 (1/2), 1981: 319.

Brongersma, L.D. (1968): Notes upon some turtles from the Canary Islands and from Madeira. — Proc. K. ned. Akad. Wet. 71-C (2): 128—136.

Burchard, O. (1928): Über die Auffindung fossiler Knochenreste einer Riesen-Landschildkröte auf Teneriffa. — 1, pp. 439—444 in Burchard, O. & Ahl, E.: Neue Funde von Riesen-Landschildkröten aus Teneriffa. — Z. dt. geol. Ges. 79 A (4), 1927: 439—447.

— (1934): *Testudo Burchardii*, E. Ahl. El primer gran fósil descubierto en Canarias. — Inst. Estud. canarios (Monogr.) 1, 15 pp.

Busto y Blanco, F. del (1864): Topografía médica de las Islas Canarias. — Sevilla: La Andalucía, xi, 532 pp.

Calle, A. de la (1975): Estudio histológico a niveles óptíco y electrónico de las fibras nerviosas y células corticales del cerebro de *L. galloti.* — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

Camp, C.L. (1923): Classification of the lizards. — Bull. Amer. Mus. nat. Hist. 48 (11): 289—481.

Cano, J., M. Báez, L.F. López-Jurado, & G. Ortega (1984): Caryotype structure in the lizard *Gallotia galloti* in the Canary Islands. — J. Herpet. 18 (3): 344—346.

Carnero, A. & F. Pérez Padrón (1977): Los lagartos de las Islas Canarias. — Vida silv. 24: 248—253.

Compte Sart, A. (1977): La captura de especies raras y la conservación de biotopos restrictos. — Asturnatura 3 (3/4), 1975—1976: 87.

Cott, H.B. (1934): On the ecology of *Hyla arborea* var. *meridionalis* in Gran Canaria, with special reference to predatory habits considered in relation to the protective adaptations of insects. — Proc. zool. Soc. Lond. 1934 (2): 311—331.

Cyren, O. (1933): Biologiskt frán Madeira och Kanarieöarna. — Fauna och Flora 1933 (1), 16 pp.

— (1934): Zur Kenntnis der Lacertiden der Iberischen Halbinsel und Makaronesiens. — Göteborgs K. Vetensk. Vitter. Samh. Handl. (B) 4 (1): 1—64.

De Vera, L.M. (1984): Respuestas fisiológicas a la temperatura en reptiles (*Gallotia galloti*). — Tesis doctoral. Facultad de Medicina. Universidad de La Laguna, Tenerife.

Díaz Reyes, G. & N. González Henríquez (1982): Origen y evolución de la flora y fauna de las Islas Canarias. — Aguayro 142: 16—22.

Dubois, A. (1984): Les specimens-Types de *Gallotia galloti* (Oudart, 1839) (Reptiles, Sauriens). — Bull. Soc. Linn. Lyon 53 (1): 27—30.

Duméril, A.M.C. & G. Bibron (1836): Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. — Tome troisième. — Paris: Roret iv, 517 pp., errata et emendanda, planches 25—36.

— & — (1839): Erpétologie génerale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. 5. — Paris.

Evers, A., K. Klemmer, I. Müller-Liebenau, P. Ohm, R. Remane, P. Rothe & R. Zur Strassen (1970): Erforschung der mittelatlantischen Inseln. — Umschau 70 (6): 170—176.

Fejervary, G.J. von (1914): Über kanarische Lacerten. — Verh. zool.-bot. Ges. Wien 64 (9/10): 320—333.

— (1914): Über die Entwicklung des Farbenkleides bei den Lacerten. (Gedanken zu einer phylog.-ontog. Studie). — Zool. Anz. 43: 533—537.

Felipe Hernández, J. (1976): Estudio de la corteza cerebral en periodos prenatales del desarrollo embrionario de *L. galloti*. — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

Fernández, J.M. (1966): La fauna entomológica canaria y sus orígenes. — Act. V. Cong. Panafric. Prehist. et l'etude du Quatern., Publ. S. I. A. Excmo. Cabildo Insular 6: 61—68.

Fernández Ruiz, B., J.M. Pérez Batista & C. Dobao (1978): Ultraestructura de la nefrona del *Chalcides viridanus* (Scincidae). I. El corpúsculo renal. — Morf. Norm. y Patol. secc A. 2: 413—423.

—, —, — & J. Garcia Miranda (1978): Ultraestructura de la nefrona del *Chalcides viridanus*. II. El componente tubular. — Morf. Norm. y Patol. secc A. 2: 425—441.

Fritsch, K. von (1867): Reisebilder von den Canarischen Inseln. — Petermanns Geograph. Mitt., Erg. Bd. 5 (22): 1—44.

— (1870): Über die ostatlantischen Inselgruppen. — Ber. senckenb. naturf. Ges. 1870: 72—113.

García Cruz, C.M. (1978): Características anatómicas y biométricas de *Lacerta maxima* Bravo, 1953, (Reptilia: Lacertidae). — Memoria de Licenciatura, Universidad de La Laguna, Tenerife, 192 pp. [not published]

— & A. Marrero Rodríguez (1979): Sobre la distribución geográfica de los yacimientos de vertebrados fósiles de las Islas Canarias. — Vieraea 8 (1) 1978: 95—106.

García Cruz, G., C.M. Marrero & A. Hernández (1980): Breves consideraciones sobre la filogenia y evolución del grupo *Simonyi* (Reptilia: Lacertidae). — Cuad. Cienc. biol. 6—7 (1977—1978): 55—57.

García Verdugo, J.M., P. Berbel Navarro, J. Regidor García & C. Lopez Garcia (1983): Ultrastructure of neuronal cell bodies in the dorso-medial cortex of *Lacerta galloti*. — J. Hirnforsch. 24: 307—314.

—, —, — & — (1983): Ultrastructure of neuronal cell bodies in the dorsal cortex of *Lacerta galloti*. — J. Hirnforsch. 24: 485—494.

—, —, — & — (1984): Ultrastructure of neuronal cell bodies in the medial cortex of *Lacerta galloti*. — J. Hirnforsch. 25: 187—196.

Gasc, P.-P. (1971): Les variations culumnaires dans la région présacrée des sauriens. Application a la reconstitution de *Lacerta goliath* Mertens. — Annals Paléont. (Vertébr.) 57 (1): 131—156.

Gervais, P. (1839): Zoologie: Animaux d'Afrique. — Extraits P. v. Soc. philom. Paris, 1839: 4.

— (1844): Reptiles des Iles Canaries, recuillis par MM. P. Barker Webb et S. Berthelot, et décrits par M. Paul Gervais. — pp. 1—5 in Webb, P.B. & S. Berthelot: Histoire naturelle des Iles Canaries. — Paris: Bethune.

Godoy Arcaya, R. (1982): La Isla de El Hierro. Guías raras y completas de territorios y habitantes de España. — Madrid: (E.C.C.E.) Secretaría de Estado de Turismo, Mint. Transp., Tur. y Comunicaciones, 206 pp.

Gonzalez-Lamas, Z., R.H. Lopez Orge & A.M. Lamas (1980): Study of hemoglobin and A soluble heart peroxidase in *Lacerta galloti* and *L. stehlini* by isoelectric focusing. — In Radola, B. J. (Ed.): Electrophoresis'79. — Berlin; New York: Walter de Gruyter, pp. 841—845.

—, A. de Armas, P. Betancor & E.M. Hevia (1981) Isozymes of superoxide dismutase in liver from *Lacerta stehlini*. — In Allen, A. (Ed.): Electrophoresis'81. — Berlin; New York: Walter de Gruyter, pp. 703—707.

Gravenhorst, J.L.C. (1851): Über die im Zoologischen Museum der Universität Breslau befindlichen Wirtelschleichen (Pseudosaura), Krüppelfüssler (Brachypoda) und einige andere denselben verwandte Reptilien aus den Zünften der Schleichen und Dickzüngler. — Nova Acta Acad. Caesar. Leop. Carol. 23 (1): 291—394.

Groh, K. (1985): Landschnecken aus quartären Wirbeltierfundstellen der Kanarischen Inseln (Gastropoda). — Bonn. zool. Beitr. 36:395—415.

Groombrige, B. (1982): The IUCN Amphibia-Reptilia Red Data Book. Part 1. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. — Gland: IUCN, WWF & UNEP.

Hartung, G. (1857): Die geologischen Verhältnisse der Inseln Lanzarote und Fuerteventura. — Neue Denkschr. Allg. schweiz. Ges. ges. Naturw. 15 (4): iv, 1—163.

Hecke, A. van (1975): Genezing van een voedselweigerende, ontkalkte *Lacerta galloti.* — Lacerta 34 (1): 12—13.

Heselhaus, R. (1981): Der Lebensraum der Kanarischen Rieseneidechse, *Lacerta simonyi stehlini.* — Aquar.- u. Terrar.-Z. 34 (2): 66—67.

Honegger, R.E. (1975—79): Red Data Book 3, Amphibians and Reptiles. — Gland, IUCN.

— (1978): Amphibiens et reptiles menacés en Europe. — Strasbourg: Conseil de l'Europe, Coll. Sauvegarde de la Nature 15, 127 pp.

Hutterer, R. (1979): Occurrence of the European free-tailed bat *Tadarida teniotis* on Hierro, Canary Islands. — Afr. Small Mammal Newsl. 3: 6—7.

— (1985): Neue Funde von Rieseneidechsen (Lacertidae) auf der Insel Gomera. — Bonn. zool. Beitr. 36: 365—394.

Joger, U. (1984): Morphologische und biochemisch-immunologische Untersuchungen zur Systematik und Evolution der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Zool. Jb. Anat. 112: 137—256.

— (1984): Taxonomische Revision der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Gekkonidae). — Bonn. zool. Beitr. 35 (1—3): 129—174.

— (1984): Die Radiation der Gattung *Tarentola* in Makaronesien (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 71: 91—111.

— (1985): Biochemical and immunological data on the systematic position of the endemic gecko of the Selvages Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36: 307—314.

— & W. Bischoff (1983): Zwei neue Taxa der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) von den Kanarischen Inseln. — Bonn. zool. Beitr. 34 (4): 459—468.

Kämmer, F. (1982): Beiträge zu einer kritischen Interpretation der rezenten und fossilen Gefäßpflanzenflora und Wirbeltierfauna der Azoren, des Madeira-Archipels, der Ilhas Selvagens, der Kanarischen Inseln und der Kapverdischen Inseln, mit einem Ausblick auf Probleme des Artenschwundes in Makaronesien. — Freiburg im Breisgau: 179 pp.

Klemmer, K. (1971): Die Echten Eidechsen. — pp. 285—307 in Grzimek, G. (Herausg.): Enzyklopädie des Tierreich. Sechster Band: Kriechtiere; XII. Kapitel. — Zürich: Kindler.

— (1976): The Amphibia and Reptilia of the Canary Islands. — XV, pp. 433—456 in Kunkel, G. (ed.): Biogeography and Ecology in the Canary Islands. — Monographia biologica 30; The Hague: W. Junk Publishers.

Koenig, A. (1890): Ornithologische Forschungsergebnisse einer Reise nach Madeira und den canarischen Inseln. — Journ. Ornith. 38 (191—192): 257—488.

— (1890): Ueber Teneriffa in zoologischer Beziehung. — Sb. niederrhein. Ges. Nat. Heilkde. Bonn A: 3—13, 20—28.

Kraepelin, K. (1895): Zoologische Ergebnisse einer Frühjahrs-Excursion nach Madeira und den Canarischen Inseln. — Verh. naturw. Ver. Hamb. 2 (2), 1894, 1895: 6—17.

Krefft, G. (1949): Beobachtungen an kanarischen Inseleidechsen. — Wschr. Aquar. Terrar. Kde. 43: 17—21, 41—42, 66—68, 93—94, 114—116.

— (1950): Beiträge zur Kenntnis der kanarischen Echsenfauna. — Zool. Anz. 145 (Suppl.): 426—444.

Ledru, A.-P. (1810): Voyage auxî les de Ténériffe, La Trinité, Saint-Thomas, Sainte-Croix et Porto Rico, exécuté par ordre du gouvernement français, depuis le 30 septembre jusqu'au 7 juin 1798, ...— Tome premier. — Paris: Bertrand, 4 p., i—xlvii, 315 pp, 1 carte.

Lehrs, P. (1909): Studien über Abstammung und Ausbreitung in den Formenkreisen der Gattung *Lacerta* und ihrer Verwandten. — Zool. Jb. (Syst.) 28 (1): 81—120.

— (1914): [*Lacerta caesaris*, n. sp.] — Abst. Proc. zool. Soc. London 134: 41.

— (1914): Description of a new lizard from the Canary Islands. — Proc. zool. Soc. London 1914 (3): 681—684.

López García, C., A. Molowny & J. Pérez Clausell (1983): Volumetric and densitometric

study in the cerebral cortex and septum of a lizard (*lacerta galloti*) using the Timm method. — Neurosc. Lett. 40: 13—18.

—, E. Soriano, A. Molowny, J.M. Verdugo, P.J. Berbel & J. Regidor (1983): The Timm positive system of axonic terminals of the cerebral cortex of *Lacerta*. — pp. 137—148 in Grisolina, S. et al. (eds.): Ramón y Cajal's Contribution to the Neurosciences. — Amsterdam: Elsevier Science Publishers.

López-Jurado, L.F. (1985): Los reptiles fósiles de la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias). — Bonn. zool. Beitr. 36: 355—364.

— & M. Báez (1985): La variación de *Chalcides sexlineatus* en la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias). — Bonn. zool. Beitr. 36: 315—336.

— & S. Martínez González (1983): Las tortugas en Canarias. — Aguayro 147: 29—31.

—, M. Ruiz & L. Dos Santos (1980): Sobre la reproducción del eslizón canario (*Chalcides viridanus*) en la isla de Gran Canaria. — Doñana Acta vert. 6 (2) 1979: 225—227.

Lorenzo Hernández, A. (1975): Estudio histológico a nivel de la microscopía óptica y con el M.E. de los plexos coroideos de *L. galloti*. — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

Loveridge, A. (1947): Revision of the African lizards of the family Gekkonidae. — Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 98 (1): 1—461.

Lutz, D. & W. Mayer (1984): Albumin-immunologische und proteinelektrophorische Untersuchungen zur systematischen Stellung von *Lacerta lepida* Daudin und *Lacerta princeps* Blandford (Sauria, Lacertidae). — Zool. Anz. 212 (1—2): 95—104.

Macau Vilar, F. (1958): Contribución al estudio del Mioceno Canario. — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. 56: 477—486.

— (1960): Contribución al estudio del Cuaternario de Gran Canaria. — Ann. estud. atlant. 6: 117—132.

Mac Gillivary, J. (1852): Visit to Teneriffe, and ascent to the Peak of Teyde. — Zoologist 10: 3441—3449.

Machado, A. (1985): Sinópsis del plan de recuperación del Lagarto gigante del Hierro. — Bonn. zool. Beitr. 36: 471—480.

— (1985): Hypothesis on the reasons for the decline of the large lizards in the Canary Islands. — Bonn zool. Beitr. 36: 563—575.

— (1985): New data concerning the Hierro Giant lizard and the Lizard of Salmor (Canary Islands). — Bonn. zool. Beitr. 36: 429—470.

—, L.F. López-Jurado & A. Martín (1985): Conservation status of reptiles in the Canary Islands. — Bonn. zool. Beitr. 36: 586—606.

Maffiote y la Roche, P. (1916): Historia de las Islas Canarias. — Edición Ilustrada. — A. J. Benítez Editor. Santa Cruz de Tenerife, 528 pp.

Manrique y Saavedra, A.M. (1873): Elementos de Geografía é Historia natural de las Islas Canarias... — Las Palmas: Ramírez, 98 pp.

Marrero Rodríguez, A. & C.M. García Cruz (1978): Nuevo yacimiento de restos subfósiles de dos vertebrados extintos de la Isla de Tenerife (Canarias), *Lacerta maxima* Bravo, 1953 y *Canaryomis bravoi* Crus. et Pet, 1964. — Vieraea 7 (2) 1977: 165—174.

Martín, A. (1985): Los lagartos de los roques del norte de Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 517—528.

Martín Esquivel, J.L. (1982): El ecosistema cavernícola en los tubos volcánicos del Valle de Güimar. — Santa Cruz de Tenerife: F.T.C.E., Mon. 1, 68 pp.

Martín Trujillo, J.M. (1976): Análisis histológico del pallium de Reptiles Squamatas (*L. galloti*, *Ch. viridanus* y *T. delalandii*). — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

Martínez Guijarro, F.J., P.J. Berbel, A. Molowny & C. López García: Apical dendritic spines and axonic terminals in the bipyramidal neurons of the dorsomedial cortex of lizards (*Lacerta*). — Anat. Embryol., in print.

Martínez Méndez, F. (1964): Resultados de una campaña de exploración paleontológica a Tenerife. — Publnes Cáted. Paleont. Univ. Barcelona 1: 1—11.

Martínez Rica, J.P. (1975): Contribución al estudio de la biología de los gecónicos ibéricos (Rep., Sauria). — Publnes Cent. pirenaico Biol. exp. 5, 1974: 1—294.

— (1982): Primeros datos sobre la población de lagarto negro (*Gallotia simonyi simonyi* STEIND.) de la Isla de Hierro. — Amphibia-Reptilia 2 (4): 369—380.

May, W. (1912): Gomera die Waldinsel der Kanaren. Reisetagebuch eines Zoologen. — Verh. naturw. Ver. Karlsruhe 24: ix, 214 pp.

Mehely, L. von (1904): Materialien zur Systematik und Phylogenie der *Muralis*-ähnlichen Lacerten. — Annls. hist.-nat. Mus. natn. hung. 7: 409—621.

Menne, H.A.L. (1956): Hagedissen van de Canarische eilanden. — Lacerta, 14 (11/12): 81—83.

Mertens, R. (1921): Zur Kenntnis der geographischen Formen von *Chalcides ocellatus* Forskal (Rep., Lac.). — Senckenbergiana 3 (3/4): 116—120.

— (1922): Verzeichnis der Typen in der herpetologischen Sammlung des Senckenbergischen Museums. — Senckenbergiana 4 (6): 162—183.

— (1928): Über den Rassen- und Artenwandel auf Grund des Migrationsprinzipes, dargestellt an einigen Amphibien und Reptilien. — Senckenbergiana 10 (3/4): 81—91.

— (1934): Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. — Zoologica, Stuttg. 32 (6): 209 pp.

— (1935): Zoologische Eindrücke von einer atlantischen Inselfahrt. — Blätt. f. Aquar.- u. Terrarienk. 46: 82—89.

— (1942): *Lacerta goliath* n. sp., eine ausgestorbene Rieseneidechse von den Kanaren. — Senckenbergiana 25 (4/6): 330—339.

Mobbs, A.J. (1981): Observations on the herpetofauna of Tenerife. — Herptile 6 (3): 6—12.

Molina Borja, M. (1981): Etograma del lagarto de Tenerife, *Gallotia galloti galloti* (Sauria-Lacertidae). — Doñana, Acta vert. 8: 43—78.

— (1985): Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 541—552.

—, A. Marrero, A. Carnero & F. Pérez (1980): Reptiles y anfibios de Canarias. I. — Aguayro 122: 13—14.

—, —, — & — (1980): Reptiles y anfibios de Canarias. 2. Biología y etología de los lacértidos canarios. — Aguayro 123: 12—14.

—, —, — & — (1980): Reptiles de las Islas Canarias 3. Daños en la agricultura y enemigos naturales. — Aguayro 124: 14 pp.

— , A. Carnero Hernández, F. Pérez Padrón, A. Marrero, J.J. Bacallado, F. Domínguez, I. Sosa Sosa & M. Báez Fumero (1980): Fauna canaria. Reptiles. — Aguayro 122 (15—16); 123 (15—16); 124 (15—16); 125 (15—16); 126 p. 15; 126 p. 16; 127 p. 15; 127 p. 16; 128 p. 16. — Fauna canaria. Anfibios. — ibid. 129 p. 21, 129 p. 22 [collection of ilustr. species sheets; diverse authors].

Molowny, A. (1980): Estudio de la corteza cerebral de *Lacerta* y otros reptiles con la técnica de Timm. — Doctoral Thesis, Universidad de La Laguna, Tenerife, Spain.

— & C. López García (1978): Estudio citoarquitectónico de la corteza cerebral de reptiles. III. Localización histoquímica de metales pesados y definición de subregiones Timm positivas en la corteza de *Lacerta*, *Chalcides*, *Tarentola* y *Malpolon*. — Trab. Inst. Cajal Invest. Biol. 70: 55—74.

—, — & F. Marín Girón (1972): Estudio citoarquitectónico de la corteza cerebral de reptiles. I. Areas y núcleos corticales en *Lacerta galloti*, *Chalcides* sp. y *Tarentola mauritanica*. — Trab. Inst. Cajal Invest. Biol. 64: 125—158.

Monzón Mayor, M., J.M. Martín Trujillo & C. López García (1977): Estudio citoarquitectónico de los núcleos mesencefálicos de *Lacerta galloti galloti*. — Trab. Inst. Cajal Invest. Biol. 69: 205—222.

Monzón Mayor, M. (1980): Estudio citoarquitectónico de los núcleos mesencefálicos de *Lacerta galloti* (Dum. et Bibron) y otros Reptiles Squamata (*Lacerta stehlinii*, *Chalcides viridanus* y *Tarentola delalandii*). — Doctoral Thesis, Colegio Univer. Las Palmas (Div. Medicina), Las Palmas, Spain.

Nettmann, H.K. & S. Rykena (1979): Mauergeckos (*Tarentola mauritanica* L.), die ihre Eier im Sand vergraben (Reptilia: Sauria; Gekkonidae). — Salamandra 15: 53—57.

— & — (1985): Verhaltens- und fortpflanzungsbiologische Notizen über kanarische und nordafrikanische Tarentola-Arten. — Bonn. zool. Beitr. 36: 287—305.

Oudart, P. (1839): Zoologie, Reptiles. Planche unique. — In: Webb, P. & S. Berthelot (1835—1850) Histoire Naturelle des Iles Canaries, Tome deuxième, deuxième partie, Zoologie: 1 pl.

Pasteur, G. (1981): A survey of the species groups of the Old World scincid genus *Chalcides*. — J. Herpet. 15 (1): 1—16.

— & B. Girot (1960): Les tarentes de l'ouest africain. II. *Tarentola mauritanica*. — Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 40 (4): 309—322.

— & S. Salvidio (1985): Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife. — Bonn. zool. Beitr. 36: 553—556.

Pellicer Catalán, M. & P. Acosta, (1971): Estratigrafías arqueológicas canarias: La cueva del Barranco de la Arena (Tenerife). — Anuar. Estud. Atlant. 17: 265—279 (Madrid — Las Palmas).

Peters, G. (1961): Die Perleidechse (*Lacerta lepida* Daudin) gehört zum Subgenus *Gallotia* Boulenger. — Mitt. Zool. Mus. Berl. 37 (2): 271—285.

— (1967): Kriechtiere. — In: Urania Tierreich 4: 355—507. Leipzig, Jena, Berlin.

Peters, W. & G. Doria (1882): Le crociere dell'Yacht "Corsaro" del captitano armatore Enrico d'Albertis. I. Note erpetologiche e descrizioni di una nuova specie di *Lacerta* delle Isole Canarie. — Annali Mus. civ. Stor. nat. Genova 18: 431—434.

Pérez Batista, M.A. (1980): Estudio a nivel óptico y ultraestructural del hipotálamo de *L. galloti* y *Ch. viridanus.* — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

—, B. Fernández Ruiz & I. Suarez (1981): Estudio de los componentes astrocitarios del hipotálamo de *Chalcides viridanus* (Reptil., Scincidae). — Morf. Norm. y Patol. secc A. 5: 47—53.

—, — & — (1982): A striated intercellular material in the hypothalamus of *Lacerta galloti galloti.* — Arch. Biol. (Bruxelles) 93: 243—247.

Popp, B. (1961): 3 schöne südliche Eidechsen. — Aquar.- u. Terrar.-Z. 14 (5): 150—151.

Radovanovic, M. (1959): Zum Problem der Speziation bei Inseleidechsen. — Zool. Jb. (Syst.) 86: 395—436.

Ramos, A. (1980): Tabla de desarrollo embrionario de *Lacerta galloti galloti* (Periodo de organogénesis) y apectos de su reproducción. — Memoria de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad de La Laguna, Tenerife [not published].

Regidor, J. (1978): Tipología neuronal y organización de la corteza cerebral de *Lacerta galloti.* Estudio con los métodos de Golgi. — Las Palmas de Gran Canaria: Excma. Mancomunidad de Cabildos, Plan Cultural, 152 pp.

—, J.M. Martín Trujillo, C. López Garcia & F. Marín Gíron (1974): Estudio citoarquitectónico de la corteza cerebral de reptiles. II: Tipología dendrítica y distribución neuronal en áreas corticales de *Lacerta galloti.* — Trab. Inst. Cajal Inves. Biol. 66: 1—32.

Rodríguez de la Fuente, F. (1981): Las Islas Canarias. Los Reptiles y Anfibios. — pp. 259—271 in Enciclopedia Salvat de la Fauna, Tomo IX, Madrid, 300 pp.

Rogner, M. (1979): E(chs)xkursionen zu den Kanarischen Inseln. — Aquarien Mag. 13 (9): 456—461.

— (1981): Einfach zu pflegende Kanarische Rieseneidechsen. — Das Aquarium 15 (139): 38—40.

— (1982): Durch Nachzucht erhalten: Der Gestreifte Kanarenskink. — Aquar. Mag. 16 (5): 284—285.

— (1983): Zur Biologie, Pflege und Zucht einiger Walzenskink-Arten (*Chalcides*). — Aquarium 174: 657—662.

Salvador, A. (1972): Nota sobre el lagarto negro gigante de Canarias, *Lacerta simonyi.* — Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.) 69: 317—320.

— (1974): Guía de los Anfibios y Reptiles españoles. — Madrid: Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, 282 pp.

—, (1975): Los eslizones de la isla de La Gomera. — Bol. Estac. cent. Ecol. 4 (8): 83—85.

Schenkel, E. (1901): Achter Nachtrag zum Katalog der herpetologischen Sammlung des Basler Museums. — Verh. naturf. Ges. Basel 13 (1): 142—199.

Schifter, H. (1965): Langjährige Haltung einer *Lacerta stehlini.* — Aquar.- u. Terrar.-Z. 18 (1): 22—24.

Schneider, H. (1978): Der Paarungsruf des Teneriffa-Laubfrosches: Struktur, Variabilität und Beziehung zum Paarungsruf des Laubfrosches der Camargue (*Hyla meridionalis* Böttger, 1874, Anura, Amphibia). — Zool. Anz. 201 (3/4): 273—288.

— (1981): Fortpflanzungsverhalten des Mittelmeerlaubfrosches (*Hyla meridionalis*) der Kanarischen Inseln (Amphibia: Salientia: Hylidae). — Salamandra 17 (3/4): 119—129.

— (1982): Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen Laubfrosches, *Hyla meridionalis.* — Zool. Anz., Jena 208 (3/4): 161—174.

— (1985): Bioakustische und verhaltensphysiologische Untersuchungen am Laubfrosch der Kanaren (*Hyla meridionalis*). — Bonn zool. Beitr. 36: 277—286.

Siebenrock, F. (1894): Das Skelet der *Lacerta Simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. — Sber. Akad. Wiss. Wien (Abth. I) 103 (4/5): 205—292.

Simony, O. (1892): Die Canarischen Inseln, insbesondere Lanzarote und die Isletas. — Schrit. Vereins Verbr. naturwiss. Kenntnisse in Wien 32: 353—398.

Spencer, J. (1982): The lizard of Salmor. — Island Gazette (The Canary Islands English Monthly), Febr. 1982: 21—22.

Steindachner, F. (1889): [Bericht über eine von Prof. O. Simony auf den Roques del Zalmor bei Hierro (Canarische Inseln) entdeckte neue Eidechsenart von auffallender Größe, *Lacerta Simonyi* Steind.]. — Anz. Akad. Wiss. Wien 26 (27): 260—262.

— (1891): Über einige neue und seltene Reptilien und Amphibien. — Anz. Akad. Wiss. Wien, 28 (14): 141—144.

— (1891): Über einige neue und seltene Reptilien und Amphibien-Arten. — Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nath. Kl. C, I: 299—306.

— (1891): Über die Reptilien und Batrachier der westlichen und östlichen Gruppe der canarischen Inseln. — Ann. naturh. Mus. Wien 6 (3): 287—306.

— (1900): Expedition S.M. Schiff „Pola" in das Rothe Meer nördliche und südliche Hälfte, 1895/96 und 1897/98. Zoologische Ergebnisse XVII. Bericht über die herpetologischen Aufsammlungen. — Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl. 69: 325—335.

Stumpel, A.H.P. (1973): Waarnemingen aan de herpetofauna van Tenerife (Canarische eilanden). — Lacerta 31 (9/10): 153—158.

Tello Marquina, J.C. (1979): Los lagartos (*Lacerta* sp.) una plaga de algunos cultivos de las Islas Canarias. — An. INIA, Ser. Prot. veg. 9: 183—196.

Thorpe, R.S. (1985): Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti.* — Bonn. zool. Beitr. 36: 529—532.

— (1985): Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti.* — Bonn. zool. Beitr. 36: 533—539.

— (1985): Body size, island size and variability in the Canary Island lizards of the genus *Gallotia.* — Bonn. zool. Beitr. 36: 481—487.

— (1985): Extent of racial divergence in the eastern Canary island lizard, *Gallotia atlantica.* — Bonn. zool. Beitr. 36: 507—512.

—, K. Watt & M. Báez (1985): Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia.* — Bonn. zool. Beitr. 36: 577—584.

Trujillo Trujillo, C.M. (1982): Ontogénesis de los núcleos talámicos de *Gallotia galloti galloti.* Estudio estructural y ultraestructural. — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

— & C. López García (1977): Citoarquitectura de los núcleos talámicos en los Reptiles *Lacerta galloti* y *Chalcides viridanus.* — Trab. Inst. Cajal Inv. Biol. 69: 223—238.

—, M.A. Pérez Batista, B. Fernández Ruiz & J. Martín Trujillo (1983): Formación de la pared talámica en *Gallotia galloti galloti* (Reptil., Lacertidae). I. Zona ventricular. — Morf. Norm. y Patol. secc. A. 7 (3): 855—864.

—, —, — & — (1983): Formación de la pared talámica en *Gallotia galloti galloti* (Reptil., Lacertidae). II. Zona intermedia. — Morf. Norm. y patol. secc. A. 7 (3): 1186—1196.

Valverde, J.A. (1959): La protection de la faune en Espagne: ses problèmes. — pp. 31—43 in Proc. 7th Tech. Meeting IUCN, Athens.

Viera y Clavijo, J. de (1866): Diccionario de Historia Natural de las Islas Canarias o índice alfabético descriptivo de sus tres reinos animal, mineral y vegetal. — Las Palmas de Gran Canaria: La Verdad, i—lxxxi, 344 pp.

Vogel, P. (1974): Der Stimmapparat der Reptilien, mit besonderer Berücksichtigung von *Lacerta galloti.*— Verh. naturf. Ges. Bas. 85 (1/2): 135—153.

Voggenreiter, V. (1985): Ausgewählte Arealkarten von Pflanzen und Tieren der Insel Tenerife und ihre ökologisch-chorologische Interpretation. — Bonn. zool. Beitr. 36: 261—276.

Wermuth, H. (1965): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. — Tierreich, 80: xxii, 246 pp.

Werner, F. (1902): Über Kanarische Echsen. — Natur und Haus 10: 11—24 (Wien).

Wevers, A. jr. (1909): *Lacerta Galloti* und *Lacerta Simonyi.* — Lacerta 1902 (2): 8.

Wijfells, L. (1956): *Lacerta simonyi stehlini* in het terrarium. — Lacerta 14 (11/12): 83—84.

Yanes Mendéz, C. (1985): Ontogenia de las áreas basales telencefálicas de *Gallotia galloti eisentrauti* (Reptilia, Lacertidae). Estudio estructural y ultraestructural. — Doctoral Thesis, Univ. La Laguna, Tenerife, Spain.

—, J.M. Martín Trujillo & C. López García (1977) Citoarquitectonia de los núcleos del estriado de un saurio Lacertidae: *Lacerta galloti galloti.* — Trab. Inst. Cajal Inv. Biol. 69: 273—296.

Zimmermann, H. (1984): Die Echsen von Teneriffa. Lebensraum, Verhalten, Fortpflanzung. — Aquar. Mag., 18 (8): 390—396.

Fortsetzung von Umschlagseite 2

Bischoff, W.: Bemerkungen zur innerartlichen Variabilität von *Gallotia atlantica* (Peters & Doria, 1882) (Lacertidae) 489

Thorpe, R.S.: Extent of racial divergence in the eastern Canary Island lizard, *Gallotia atlantica* 507

Báez, M. & R.S. **Thorpe**: Microevolution of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife 513

Martín, A.: Los lagartos de los roques del norte de Tenerife 517

Thorpe, R.S.: Relative similarity between subspecies of the western Canary Island lizard, *Gallotia galloti* 529

—: Alternative hypotheses for the causation of geographic variation in the western Canary Island lizard *Gallotia galloti* 533

Molina Borja, M.: Spatial and temporal behaviour of *Gallotia galloti* in a natural population of Tenerife 541

Pasteur, G. & S. **Salvidio**: Notes on ecological genetics of *Gallotia galloti* populations from Tenerife 553

Báez, M.: Datos sobre la termorregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae) 557

Machado, A.: Hypothesis on the reasons for the decline of the larger lizards in the Canary Islands 563

Thorpe, R.S., K. **Watt** & M. **Báez**: Some interrelationships of the Canary Island lizards of the genus *Gallotia* 577

Machado, A., L.F. **López-Jurado** & A. **Martín**: Conservation status of reptiles in the Canary Islands 585

Neben den BONNER ZOOLOGISCHEN BEITRÄGEN gibt das Institut zwei weitere Serien heraus:

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Längere Arbeiten über ein in sich abgeschlossenes Thema, die einzeln in unregelmäßigen Abständen erscheinen und fortlaufend numeriert sind. Bestellungen sind an die Bibliothek des Instituts zu richten, die angegebenen Preise verstehen sich einschließlich Versandkosten. Folgende Monographien liegen vor:

1. **Naumann**, C.M.: Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecta, Lepidoptera). 1971, 190 S., DM 35,—
2. **Ziswiler**, V., H.R. **Güttinger** & H. **Bregulla**: Monographie der Gattung *Erythrura* Swainson, 1837 (Aves, Passeres, Estrildidae). 1972, 158 S., 2 Tafeln, DM 35,—
3. **Eisentraut**, M.: Die Wirbeltierfauna von Fernando Poo und Westkamerun. Unter besonderer Berücksichtigung der Bedeutung der pleistozänen Klimaschwankungen für die heutige Faunenverteilung. 1973, 428 S., 5 Tafeln, DM 45,—
4. **Herrlinger**, E.: Die Wiedereinbürgerung des Uhus *Bubo bubo* in der Bundesrepublik Deutschland. 1973, 151 S., DM 25,—
5. **Ulrich**, H.: Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. 1974, 60 S., DM 15,—
6. **Jost**, O.: Zur Ökologie der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*) mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ernährung. 1975, 183 S., DM 27,—
7. **Haffer**, J.: Avifauna of northwestern Colombia, South America. 1975, 182 S., DM 35,—

8. Eisentraut, M.: Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen. 1976, 214 S., DM 30,—
9. Raths, P., & E. Kulzer: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. 1976, 93 S., 1 Tafel, DM 18,—
10. Haffer, J.: Secondary contact zones of birds in northern Iran. 1977, 64 S., 1 Falttafel, DM 16,—
11. Guibé, J.: Les batraciens de Madagascar. 1978, 144 S., 82 Tafeln, DM 35,—
12. Thaler, E.: Das Aktionssystem von Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus, R. ignicapillus*) und deren ethologische Differenzierung. 1979, 151 S., DM 25,—
13. Homberger, D.G.: Funktionell-morphologische Untersuchungen zur Radiation der Ernährungs- und Trinkmethoden der Papageien (Psittaci). 1980, 192 S., DM 30,—
14. Kullander, S.O.: A taxonomical study of the genus *Apistogramma* Regan, with a revision of Brazilian and Peruvian species (Teleostei: Percoidei: Cichlidae). 1980, 152 S., DM 25,—
15. Scherzinger, W.: Zur Ethologie der Fortpflanzung und Jugendentwicklung des Habichtskauzes (*Strix uralensis*) mit Vergleichen zum Waldkauz (*Strix aluco*). 1980, 66 S., DM 16,—
16. Salvador, A.: A revision of the lizards of the genus *Acanthodactylus* (Sauria: Lacertidae). 1982, 167 S., DM 30,—
17. Marsch, E.: Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Scarabaeus sacer* L. beim Nahrungserwerb. 1982, 79 S., DM 15,—
18. Hutterer, R., & D.C.D. Happold: The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). 1983, 79 S., DM 15,—
19. Rheinwald, G. (Hrsg.): Die Wirbeltiersammlungen des Museums Alexander Koenig. 1984, 239 S., DM 48,—

MYOTIS. Mitteilungsblatt für Fledermauskundler

Mit der Übernahme der Fledermaus-Beringungszentrale für die Bundesrepublik Deutschland und Österreich wurde die Herausgabe eines Mitteilungsblattes aktuell, das neben Originalarbeiten Berichte über Forschungsergebnisse aus dem europäischen Raum, Informationen zum nationalen und internationalen Fledertierschutz und Übersichten über die neuere Literatur gibt. Die Zeitschrift erscheint in Jahresheften, deren Preis sich nach dem Umfang richtet; die Jahrgänge 18—19 und 21—22 sind zu Doppelheften zusammengefaßt. Lieferbar sind die Hefte 8 (1970), 9 (1971) und 11 (1973) bis 17 (1979) zum Preis von je 20 DM, Heft 18/19 (1980/81) zu 28 DM, Heft 20 (1982) zu 15 DM und Heft 21/22 (1983/84) zu 26 DM (Bezug nach Vorauszahlung). Bestellungen sind unter der Bezeichnung „MYOTIS" an das Institut zu richten.

Proceedings of the International Symposium on African Vertebrates — Systematics, Phylogeny and Evolutionary Ecology.

27 contributed papers, 588 pp., 12 colour plates, 1985. Price: DM 78,—. Obtainable from: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Ornithologie, Adenauerallee 150—164, 5300 Bonn 1, West Germany.

ISSN 006—7172

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

LIBRARIES SMITHSONIAN INSTITUTION

ICI '86

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

3 9088 01257 3564